

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS

E.A.P. DE CIENCIAS BIOLOGICAS

**“VARIACIÓN DE LA BIOMASA DE FORAMINÍFEROS
BENTÓNICOS EN RESPUESTA A GRADIENTES DE
MATERIA ORGÁNICA Y DE CONDICIONES DE ÓXIDO-
REDUCCIÓN FRENTE A LA COSTA CENTRAL DEL
PERÚ”**

TESIS

Para optar al Título Profesional de
Biólogo con mención en Zoología

AUTOR

Dennis Steven Romero Chuquival

Lima – Perú

2014



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA ACADÉMICO PROFESIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

VARIACIÓN DE LA BIOMASA DE FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS
EN RESPUESTA A GRADIENTES DE MATERIA ORGÁNICA Y DE
CONDICIONES DE ÓXIDO-REDUCCIÓN FRENTE A LA COSTA
CENTRAL DEL PERÚ

Tesis para optar al Título Profesional de Biólogo con mención en
Zoología

Bach. DENNIS STEVEN ROMERO CHUQUIVAL

Asesor: Dr. CARLOS PAREDES QUIRÓZ
Co-asesor: Dr. DIMITRI ALEXEY GUTIÉRREZ AGUILAR

Lima – Perú

2014

A **Bernardita, Lorenca y**

mi hermosa Camila,

a sus nobles

corazones.

A **mi abuela,** *quién me acercó*

mucho más a mi vocación.

AGRADECIMIENTO

Quisiera expresar mi profunda gratitud a Dios por brindarme la posibilidad de culminar esta etapa en mi carrera profesional y más aún el hecho de haber colocado en mi vida las diferentes personas y entidades que han aportado de sobre manera en la elaboración de este trabajo y considero necesario mencionarlas:

Al Dr. Dimitri Gutiérrez, co-asesor de este trabajo, por todo el apoyo brindado desde mi inclusión en el laboratorio y por asesorarme en la realización de este manuscrito. Agradezco sus oportunas críticas, su confianza y continua exhortación.

Al IRD (Institut de recherche pour le Développement) por el estipendio recibido durante 2 meses a través del procesamiento de datos de biomasa de foraminíferos.

A Luis Quipúzcoa, responsable del Laboratorio de Bentos Marino, por el conocimiento vertido e iniciarme en la macrofauna, a Robert Marquina y Williams Yupanqui, por las experiencias compartidas en el laboratorio. El diseño final de las fotografías en ME llevan el sello de Robert. A Alexander Pérez por otorgarme su ayuda académica y profesional, además de apoyarme con las muestras de sedimento. A Carine Almeida, quien me obsequió papers de mucha utilidad durante su estadía en Lima. En el Laboratorio de Geología Marina agradezco al Ing. Federico Velazco por facilitarme las muestras de sedimento de Pisco y a Wilson Carhuapoma por apoyarme en el análisis de carbohidratos y proteínas hidrolizables. A Jorge Cardich por la dedicación y enseñanza de los foraminíferos, por su amistad y presteza en apoyar la identificación taxonómica, dudas e información de índole diversa.

A los Dres. Gilbert Rowe, John W. Murray, Tatyana Khusid, Andrew Gooday, Martin Buzas, Fiona Hannah, Natalia Bubenshchikova, quienes me proporcionaron artículos acerca de metodologías y antecedentes en estudios de biomasa de foraminíferos bentónicos vía correo electrónico, los cuales nunca hubiese podido conseguir si no fuera

por su excelente bibliografía. Mi mayor consideración a los Dres. Petra Heinz, Peter Linke y Natasja Jannink por darse el tiempo de fotocopiar y/o enviarme tesis impresas vía correo postal. Es fácil notar la calidad de personas y profesionales que son. Así también, no puedo dejar de mencionar a Natalie Wiest, de la biblioteca de la Universidad de Texas, quien desinteresadamente me envió artículos digitales de mucha importancia, y a André Ampuero, gran amigo, que colaboró desde el inicio en la obtención de bibliografía. Todos estos aportes enriquecieron consistentemente este estudio.

Mi sincera gratitud y admiración al Dr. Carlos Paredes, quien aceptó ser mi asesor en la facultad, siempre dispuesto a apoyar y asesorar proyectos de desarrollo científico aún ajenos a su campo en cierto modo.

Muchas gracias a Bernardita, Pablo, Lorenca y Martín a quienes les atribuyo este logro como suyo, proporcionándome en todo momento el apoyo económico necesario para seguir adelante, siempre juntos. ¡Gracias! Erika Chávez por haberme ayudado a crecer emocionalmente y esas lecciones de vida que sólo a tu lado he podido comprender. Todos ustedes son un ejemplo e inspiración.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS

ÍNDICE DE TABLAS

RESUMEN

ABSTRACT

1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	
2.1. Foraminíferos bentónicos	3
2.1.1. Características morfológicas	4
2.1.2. Ecología	6
2.1.3. Reproducción	8
2.1.4. Biomasa	9
2.1.5. Aplicaciones paleo-oceanográficas	12
2.2. Zonaciones batimétricas en ambientes marinos	12
2.3. La Zona Mínima de Oxígeno frente a la costa central del Perú	13
2.4. Ambientes bentónicos de óxido-reducción y calidad de materia orgánica en el sedimento	15
2.5. Respuesta de la comunidad de foraminíferos bentónicos a la disponibilidad de materia orgánica y las condiciones de óxido-reducción	17
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	20
4. MATERIALES Y MÉTODOS	
4.1. Área de estudio	22

4.2. Período de análisis	23
4.3. Foraminíferos Bentónicos	24
4.4. Estimación de la Biomasa	
4.4.1. Foraminíferos Calcáreos y Aglutinados	27
4.4.2. Foraminíferos Tectináceos (Alogrómidos)	27
4.4.3. Determinación de la longitud patrón de la testa	28
4.4.4. Biomasa de la comunidad	30
4.5. Parámetros Ambientales	
4.5.1. Indicadores de calidad de materia orgánica	30
4.5.2. Indicadores de concentración de materia orgánica	32
4.5.3. Carbohidratos (CHO) y Proteínas (PRT) Totales	32
4.5.4. Condiciones de óxido-reducción	34
4.5.5. Oxígeno Disuelto (OD)	34
4.6. Procesamiento y Análisis de Datos	34
 5. RESULTADOS	
5.1. Biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos	
5.1.1. Gradiente espacio-temporal de la biomasa	37
5.1.2. Contribución por taxa	38
5.1.3. Contribución por fracciones de tamaño	42
5.1.4. Contribución por especies	44
5.1.5. Biomasa por individuo	50
5.1.6. Distribución espacio-vertical	53
5.2. Composición bioquímica del sedimento	
5.2.1. Carbohidratos y Proteínas Totales	56
5.2.2. Fracción hidrolizable de las proteínas (PRT _h) y carbohidratos (CHO _h)	58

5.2.3. PRTh:N, CHOh:CT y BactC:CT	63
5.3. Caracterización del gradiente artificial redox y materia orgánica (MO)	64
5.4. Análisis estadísticos entre la biomasa de foraminíferos bentónicos en los ambientes sedimentarios frente a Callao y Pisco y los parámetros abióticos	
5.4.1. Áreas de estudio y ambientes sedimentarios	66
5.4.2. Correlaciones Spearman entre la biomasa de foraminíferos bentónicos y los parámetros sedimentarios y ambientales	68
5.4.3. Comparaciones Múltiples Kruskal-Wallis entre la biomasa de foraminíferos bentónicos y las condiciones de óxido-reducción en el sedimento	75
6. DISCUSIÓN	
6.1. Condiciones oceanográficas	77
6.2. Patrones de distribución de los principales indicadores de la concentración y calidad de Materia Orgánica (MO)	
6.2.1. Carbohidratos y Proteínas	79
6.2.2. La fracción hidrolizable y otros indicadores de calidad de la materia orgánica	80
6.3. Contribución de la biomasa de foraminíferos bentónicos en el margen continental de Perú central	
6.3.1. Variación espacial, temporal y vertical de la biomasa	84
6.3.2. Comparación con otros ambientes sedimentarios	89
6.4. Factores geoquímicos claves que controlan la biomasa de foraminíferos bentónicos en la zona de estudio	
6.4.1. La calidad y cantidad de materia orgánica	90

6.4.2. Las condiciones reductoras en el sistema bentónico	95
6.5. Estimación comparativa con otros componentes del bentos y el rol en la remineralización de la materia orgánica	98
7. CONCLUSIONES	101
8. RECOMENDACIONES	102
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103
10. ANEXOS	123

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Aspectos morfológicos en una testa trocoespiral y los términos utilizados para su descripción. (a) vista espiral evoluta; (b) vista umbilical involuta; y (c) vista perfil con el lado oral (modificado de Mathieu <i>et al.</i> , 2005).	5
Figura 2. Modo de vida de foraminíferos bentónicos: (A) infauna superficial; (B) infauna profunda; (C) epifauna y (D) en suspensión (modificado de Belleir <i>et al.</i> , 1999).	7
Figura 3. Diagrama mostrando un ciclo de vida generalizado de un foraminífero. Nótese la alternancia entre la forma megalosférica haploide y la forma microsférica diploide (adaptado de Goldstein, 1999).	9
Figura 4. Esquema general de las zonaciones batimétricas en ambientes marinos. Las flechas hacia la derecha hacen referencia a una prolongación que abarca hasta el talud inferior y las zonas abisales.	13
Figura 5. Imagen compuesta satelital de clorofila-a en abril del 2005 muestra la alta productividad en el Sistema de la Corriente de Humboldt (adaptado de Bakun y Weeks, 2008).	14
Figura 6. Modelo TROX modificado por Van der Zwaan <i>et al.</i> (1999), donde el flujo orgánico (alimento) y los gradientes redox controlan la distribución de especies epifaunales e infaunales en el sedimento.	18
Figura 7. Esquematización de las especies indicadoras de condiciones óxido-reducción en el margen continental superior de Perú central propuestas por Cardich (2012). MO: Materia orgánica; z: profundidad (penetración en el fondo del sedimento).	19
Figura 8. Representación de las transectas de las áreas de muestreo. Adaptado de (Cardich, 2012).	23
Figura 9. Imagen del multicorer MUC para la extracción de los testigos de sedimento superficial y esquematización de los niveles de corte de 1 cm en cruceros de 2009 (A) y los niveles utilizados a partir de 2010 (B). Adaptado de Cardich (2012).	25
Figura 10. Cuadro de flujo para determinación del contenido de carbohidratos hidrolizables en sedimentos. Modificado de Dubois <i>et al.</i> (1956) y Fabiano y Danovaro (1998). Cuadro de flujo para determinación del contenido de proteínas hidrolizables en sedimentos. Modificado de Lowry (1956) y Mayer <i>et al.</i> (1986). Tomado de Pérez (2014).	31
Figura 11. Curva de regresión ajustada para Callao (arriba) y Pisco (abajo). Los valores del TBS (mgC.m^{-2}) replicados de las estaciones en cada transecta se muestran en lila y el pronóstico para la TBS en verde.	36

Figura 12. Distribución espacio temporal de la biomasa total integrada (TBS) (0 – 5 cm, mgC.m ⁻²) de los foraminíferos bentónicos en el margen continental superior de Perú central: abril de 2009, 2010 y 2011 frente a Callao (A) y abril de 2010 y 2011 frente a Pisco (B). No determinado (n.d.).	38
Figura 13. Biomasa total integrada (TBS) (0 – 5 cm, mgC.m ⁻²) de cada taxa en el margen continental superior de Perú central: abril de 2009 (A), abril de 2010 (B) y abril de 2011 (C) frente a Callao; abril de 2010 (D) y abril de 2011 (E) frente a Pisco. Nótese que las escalas difieren. La flecha señala en dirección fuera de la costa.	40
Figura 14. Contribución porcentual de cada fracción de tamaño presentada en <i>pie</i> en el margen continental superior de Perú central para los 3 períodos de estudio.	43
Figura 15. Biomasa expresada en mgC.m ⁻² de las especies más recurrentes de los sedimentos del margen continental superior de Perú central. La fracción de menor tamaño (63-150 µm) es mostrada en negro, con excepción del mes de abril de 2010 frente a Callao (>63 µm; líneas atenuadas); y la fracción mayor tamaño (>150 µm) en gris. Las escalas difieren entre períodos. <i>B.co</i> : <i>Bolivina costata</i> , <i>N.au</i> : <i>Nonionella auris</i> , <i>B.el</i> : <i>Buliminella elegantissima</i> , <i>V.fr</i> : <i>Virgulinitella fragilis</i> , <i>B.se</i> : <i>Bolivina seminuda</i> , <i>B.te</i> : <i>Buliminella tenuata</i> , <i>Bat</i> : <i>Bathysiphon</i> spp., <i>B.pa</i> : <i>Bolivina pacifica</i> , <i>N.st</i> : <i>Nonionella stella</i> .	47
Figura 16. Biomasa individual (µgC.célula ⁻¹) de <i>B.costata</i> , <i>N.auris</i> y <i>B.seminuda</i> en el margen continental superior de Perú central durante el período de estudio. Las especies mostradas en la columna de la izquierda pertenecen a la transecta frente a Callao mientras que las mostradas en la columna de la derecha pertenecen a la transecta frente a Pisco.	52
Figura 17. Distribución espacio-vertical (µgC.10cm ⁻³) de la biomasa de foraminíferos bentónicos en la columna de sedimento de las estaciones frente a Callao y Pisco. Considérese que sólo E2 – 1104 sigue la escala de Pisco (hasta 4000 µgC.10cm ⁻³).	55
Figura 18. Distribución espacio-vertical (mg.g ⁻¹) de la fracción hidrolizable de las proteínas (PRTh) (sección 1) y los carbohidratos (CHOH) (sección 2) en el Margen Continental superior de Perú central.	61
Figura 19. Distribución espacial de la razón PRTh:N (A) y CHOH:CT (B) durante abril de 2010 para el margen continental superior de Perú central. Callao es mostrado en barras amarillas y Pisco en barras granates. Las escalas difieren en ambos casos. PI: Plataforma Interna, PM: Plataforma Media, PE: Plataforma Externa y TS: Talud Superior.	63
Figura 20. Distribución espacial de la razón BactC:CT en la plataforma continental frente a Callao durante abril de 2009 (barras celestes) y abril de 2010 (barras azules). PI: Plataforma Interna, PM: Plataforma Media y PE: Plataforma Externa.	63

Figura 21. Gradiente artificial de óxido-reducción y disponibilidad de la materia orgánica mostrado mediante secciones verticales de H_2S (nmol.cm^{-3}), Cl-a/Feop y CPE ($\mu\text{g.cm}^{-3}$) en los cinco centímetros superficiales de sedimento en todas las estaciones del margen continental frente a Callao y Pisco. 65

Figura 22. TBS *Total Biomass Stock* (0-5 cm, mgC.m^{-2}) promedio en cada ambiente sedimentario respecto a la distancia desde la costa. Plataforma interna (PI), plataforma media (PM), plataforma externa (PE) y talud superior (TS). 67

Figura 23. Biomasa individual ($\mu\text{g.ind}^{-1}$) de los taxa calcárea (a) y aglutinada (b) en respuesta a las concentraciones de sulfuro de hidrógeno H_2S (nmol.cm^{-2}). 76

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Ubicación de las estaciones de muestreo. Prof. = Profundidad; DC = Distancia a la costa; PI = Plataforma interna, PM = Plataforma media, PE = Plataforma externa, TS = Talud superior.	24
Tabla 2. Cuadro de síntesis con las variables utilizadas en esta tesis.	35
Tabla 3. Biomasa comunitaria (0-1 cm; 0-5 cm), contribución porcentual por taxa y fracciones de tamaños de los foraminíferos bentónicos en el margen continental superior de Perú central en abril de 2009, 2010 y 2011. (*) Biomasa obtenida a partir del (0-2 cm).	41
Tabla 4. Biomasa (mgC.m^{-2}) de las especies de foraminíferos bentónicos: (A) Callao (abril de 2009, 2010 y 2011) y (B) Pisco (abril de 2010 y 2011).	48
Tabla 5. Biomasa por individuo promedio de las especies más importantes del margen continental superior de Perú central con sus valores máximos y mínimos durante el período de estudio. En paréntesis la estación y el año de registro.	53
Tabla 6. Concentraciones totales (mg.g^{-1}) de Proteínas (PRT) y Carbohidratos (CHO) en los sedimentos del margen continental de Perú central en abril de 2010. Los datos en formato <i>negrita</i> pertenecen a Pérez (2012).	57
Tabla 7. Pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis (H) y Wilcoxon-Mann-Whitney (W) comparando los valores de calidad (BactC:CT, cla:feop, CHOh;CT y PRTh:N) y concentración (CPE) de la materia orgánica y el TBS de cada uno de los ambientes sedimentarios. Agrupamiento diferenciado mediante Kruskal-Wallis Múltiple Comparaciones con significancia resaltada en <i>negrita</i> . Prueba realizada sin considerar (*) y considerando el talud superior. PI = Plataforma interna; PM-E = Plataforma media externa; TS = Talud superior.	67
Tabla 8. Correlaciones de Spearman entre los factores ambientales en las estaciones de la transecta frente a Callao y Pisco durante abril del 2009, 2010 y 2011. Las correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.01$) y ($p < 0.05$) se muestran en <i>negrita</i> y sencillo, respectivamente.	70
Tabla 9. Correlaciones de Spearman entre la biomasa de foraminíferos bentónicos y los factores ambientales durante el período de estudio. Las correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.01$) y ($p < 0.05$) se muestran en <i>negrita</i> y sencillo, respectivamente. En adición, el único valor en coloración roja refiere a un $n=9$ (datos promediados) con $p < 0.05$.	74

Tabla 10. Comparación de la biomasa promedio a nivel de comunidad (TBS), por taxa, fracciones de tamaño y a nivel individual en respuesta a las condiciones de óxido-reducción en el sedimento superficial (Pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis). Agrupamiento diferenciado mediante Kruskal-Wallis Múltiples Comparaciones con significancia resaltada en negrita. 76

RESUMEN

La biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos fue estudiada en dos transectas batimétricas frente a Callao (12° S) y Pisco (14° S) durante abril de 2009, 2010 y 2011, con el objetivo de determinar su respuesta ante gradientes de materia orgánica y condiciones de óxido-reducción en el sedimento superficial. El contenido de carbono orgánico en los foraminíferos fue utilizado como parámetro de la biomasa calculado a partir de la longitud máxima de la testa. Se evaluó la variación espacio-temporal y el microhábitat vertical de la biomasa comunitaria así como la contribución de los taxa, las fracciones de tamaño y por especies; además de estimar la biomasa individual. A su vez, la biomasa en el sedimento superficial fue analizada en relación a la calidad de materia orgánica (Cl-a:Feop, Bact C:CT, CHOh:CT y PRTh:N) y las condiciones de óxido-reducción (concentración de sulfuro de hidrógeno en el agua intersticial (H₂S)). La biomasa de la comunidad presentó valores cercanos a los reportados en estudios anteriores para el área. Además, la biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos no mostró una relación directa con la calidad de la materia orgánica y fue independiente de las condiciones de óxido-reducción en el sedimento superficial. Sin embargo, las fuertes correlaciones encontradas a nivel de los taxa y/o especies muestran preferencias alimenticias (cantidad y calidad del alimento). Por otro lado, la biomasa de los taxa aglutinada demostró diferencias significativas entre las condiciones sulfurosas (anoxia) y no sulfurosas (postoxia). Finalmente, la biomasa de foraminíferos bentónicos sugiere un rol protagónico en el proceso de desnitrificación para la zona de Perú central y menos importante en la remineralización del carbono orgánico.

ABSTRACT

The benthic foraminiferal biomass was studied in two bathymetric transects off Callao (12° S) and Pisco (14° S) during April 2009, 2010 and 2011 in order to evaluate their response to organic matter gradient and sediment redox conditions. Organic carbon content was used as a biomass parameter measuring the maximum length of the test. Temporal-spatial variability and vertical microhabitat of biomass community were assessed as the contribution of taxa, sizes fraction and species. In turn, biomass for the top 1 cm of sediment was analyzed in relation to the quality of organic matter and sediment geochemistry using proxies for food quality (Chl-*a*:Phae, Bact C:CT, CHOh:CT y PRTTh:N) and Pore water sulphide (H₂S) as a proxy of redox state. Benthic foraminiferal biomass values were near to those reported in previous studies. In addition, the community biomass does not show a direct relationship with quality of the organic matter and is independent of redox state. Nevertheless, strong correlation found at taxa and/or species level show food preferences in quantity and quality of the organic matter. On the other hand, agglutinated biomass taxa were affected significantly by sulphidic sediments (anoxia). Finally, benthic foraminiferal biomass off Peru central suggest a more active role in denitrification process whereas less one in carbon remineralization.

1. INTRODUCCION

A pesar de constituir un importante componente de la meiofauna bentónica en términos de abundancia en los sedimentos marinos (Gooday, 1986b; Gooday *et al.*, 1992), el rol ecológico de los foraminíferos bentónicos dentro del ciclaje de nutrientes permanece aún desconocido debido en parte a la dificultad en la determinación de su biomasa. Se estima que esta comunidad alcanza más del 50 % de la biomasa eucariótica en ambientes con deficiencia de oxígeno (Bernhard *et al.*, 2000). Además se conoce que los foraminíferos bentónicos responden rápidamente a la variación del flujo de nutrientes que se traduce en su masa protoplasmática y su reproducción (e.g. Altenbach, 1992).

La inserción de este parámetro en los estudios ecológicos y oceanográficos en el contexto del ecosistema de afloramiento peruano (8 °S –14 °S), con bajos niveles de oxigenación en el fondo y un alto flujo de material orgánico particulado de origen fitodetrital (Levin *et al.*, 2001; Gutiérrez *et al.*, 2009), en donde los foraminíferos bentónicos presentan densidades muy elevadas (Levin *et al.*, 2002; Pérez *et al.*, 2002; Phleger y Soutar, 1973; Cardich *et al.*, 2012). Si bien Saidova (1971) y Khusid (1974) estudiaron la biomasa de los foraminíferos bentónicos desde la plataforma continental hasta la zona batial a diferentes latitudes, incluyendo una transecta frente a Callao, se ha cuestionado la validez de estas estimaciones (Gooday *et al.*, 1992) debido a que los valores obtenidos parecen ser excesivamente altos. Aún así, frente a Pisco (14 °S), un núcleo de intensa surgencia, no existen registros de la biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos.

Como bien lo apunta Cardich (2012), la diversidad y la distribución de los foraminíferos bentónicos en los sedimentos de la plataforma y parte del talud continental frente a Perú central son controladas por la disponibilidad de la materia orgánica (alimento) y las

condiciones de óxido-reducción en el sedimento superficial. Se podría esperar, entonces, que ocurra un patrón similar con la biomasa de estos organismos.

Estudios previos han mostrado que la materia orgánica sedimentaria en las zonas más cercanas a la costa frente a Callao es altamente biodisponible para las comunidades bentónicas (Cardich *et al.*, 2012, Pérez, 2012). Este patrón sedimentario, aún desconocido frente a Pisco, podría evidenciar posibles diferencias ecológicas en relación a la comunidad de foraminíferos bentónicos presente frente a Callao y a su vez revelar fuentes de alimento mediante indicadores de calidad de materia orgánica.

En el presente trabajo, se estima la biomasa de foraminíferos bentónicos presentes en los sedimentos de la plataforma y parte del talud continental frente a Perú central en abril de 2009, 2010 y 2011, además de identificar diferencias en la biomasa de la comunidad por la variación en la concentración y calidad de materia orgánica en el sedimento superficial y a las condiciones óxido-reducción presentes en ambas zonas de estudio.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Foraminíferos bentónicos

Los foraminíferos son protistas unicelulares pertenecientes al Phylum Granuloreticulosa (Sen Gupta, 1999; Brusca y Brusca, 2003) caracterizados por tener una testa (conchilla) de origen mineral constituida por cámaras sucesivas que se comunican entre sí por orificios llamados forams (Murray, 1973). El rango taxonómico de los foraminíferos fue elevado de Orden a Clase por Loeblich y Tappan (1992) debido a la presencia de pseudópodos granuloreticulosos, una cubierta externa (testa) y una alternancia de generaciones como forma de reproducción. En esta tesis se mantiene ese criterio taxonómico.

Dentro de la testa está usualmente envuelta un protoplasma o cuerpo celular. Estos organismos habitan los océanos desde profundidades someras (~5 metros) hasta profundidades abisales (> 5000 metros), igualmente pueden vivir en cualquier ambiente que tenga influencia marina, tales como estuarios, lagunas y deltas presentando una gran diversidad de formas. De acuerdo al ambiente marino donde se desarrollan, pueden ser divididos en: planctónicos o bentónicos.

Los foraminíferos bentónicos habitan en la superficie del sedimento o dentro del mismo. Ocurren a escala local y son útiles en la determinación de ambientes de sedimentación y formaciones a menor escala regional que los planctónicos. Los foraminíferos bentónicos han existido desde el Cámbrico y son mucho más numerosos que los planctónicos.

2.1.1. Características morfológicas

El protoplasma de estos organismos se divide en un endoplasma, más granular dentro del individuo; y un ectoplasma, más hialino que se libera por la abertura y recubre exteriormente la testa donde eyecta sus pseudópodos filamentosos, finos y reticulados. Los pseudópodos son la estructura más importante del ectoplasma y consisten en hilos granulares que surgen hacia toda dirección, alcanzando en algunos casos el triple del diámetro de la testa. Estos hilos granulares les permite realizar varias de sus funciones vitales (nutrición, respiración, locomoción, captura, quiste de nutrición y construcción de nuevas cámaras).

La testa está usualmente construida a manera de series de cámaras con tamaño creciente diferenciadas por trazos superficiales (suturas) y una abertura principal en la cámara más grande de la cual emerge el reticulopodio (Fig. 1). La cámara inicial se denomina prolóculo y el ombligo es el punto de unión en un enrollamiento involuto. La abertura sirve para conectar la reticulopodio externo con el endoplasma interno, permitiendo la alimentación (vacuolas contráctiles). Existen testas con una sola cámara simple esférica o tubular (unilocular o monotálamos) y el tabicado (multilocular o politálamo), donde cada cámara está dividida por septos. La función de la testa es principalmente para reducir el estrés biológico por procesos físicos (e.g. radiación, turbulencia) o químicos (salinidad), así como el riesgo de ingestión por predadores de depósitos en suspensión o de ser infestados por parásitos (Murray, 1991).

En diversos ambientes marinos, sus asociaciones ecológicas son reconocidas por conformar grandes grupos (taxa) de acuerdo a la composición de la testa: los

calcáreos, los aglutinados y los tectináceos (Gooday, 2003). La naturaleza de la testa constituye un rasgo taxonómico utilizado para la clasificación de foraminíferos. Los taxa orgánica se componen de complejos proteicos y mucopolisacáridos. Estas testas son flexibles y permite que los organismos la secreten (e.g., alógrómidos) para cambiar de forma rápidamente. Los taxa aglutinada, por su parte, se componen de materiales agregados del ambiente (e.g., granos de arena, espículas de esponja, diatomeas, etc.) que se encuentran incrustados en una capa de mucopolisacárido secretada por la célula. Algunas especies son selectivas en el material con que construyen sus testas. Los taxa calcárea están compuestos por una capa orgánica reforzada con calcita (CaCO_3). El arreglo de los cristales de calcite le confiere una apariencia característica, con tres categorías mayores: porcelánica, hialina y microgranular.

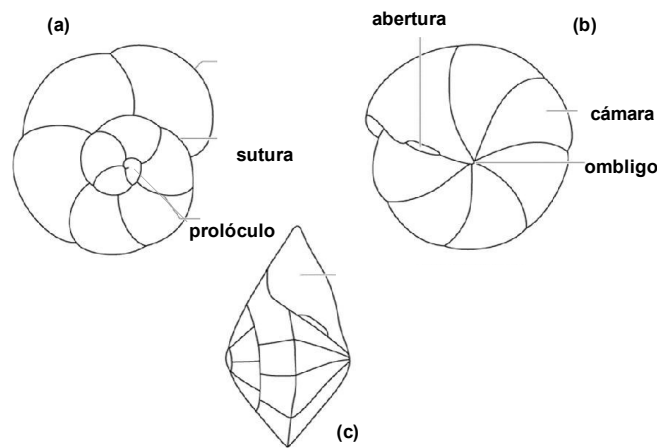


Figura 1. Aspectos morfológicos en una testa trocoespiral y los términos utilizados para su descripción. (a) vista espiral evoluta; (b) vista umbilical involuta; y (c) vista perfil con el lado oral (modificado de Mathieu *et al.*, 2005).

2.1.2. Ecología

Los foraminíferos bentónicos presentan varios tipos de forma de vida (Fig. 2). Los infauna superficial viven en la interfase agua – sedimento, son simétricos y su forma varía de globular a lenticular. Están presentes solamente en ambientes pasivos y sustratos blandos con poca materia orgánica. Los de infauna profunda pueden penetrar varios centímetros dentro del sedimento, bioturbando el sustrato. Éstos poseen formas alargadas o elongadas, siendo muy frecuentes en ambientes con abundante materia orgánica. Las especies epifaunales, son formas que se fijan en plantas o algas por medio de los pseudópodos en su lado más plano. Están presentes en ambientes activos y en zonas de alta penetración de luz. Aquellos que se encuentran en suspensión, tiene formas que les permite permanecer verticalmente fijas a un sustrato, viviendo en ambientes muy tranquilos de forma tubular.

Los foraminíferos bentónicos, como organismos heterotróficos, utilizan un amplio rango de mecanismos de alimentación y fuentes nutricionales que incluyen el pastoreo, la captación directa del carbono orgánico disuelto y la simbiosis (Goldstein, 1999). La proporción de los taxa calcárea tiende a declinar con el aumento de la profundidad (Hughes *et al.*, 2000), probablemente por la disminución del flujo del carbono orgánico hacia el sedimento. A mayores profundidades, la disolución del carbonato cobra importancia y por debajo de la Profundidad de Compensación del Carbonato (CCD: generalmente entre >4000–5500 m), están constituidas en su plenitud por los taxa de testas orgánicas o aglutinadas (Saidova, 1967).

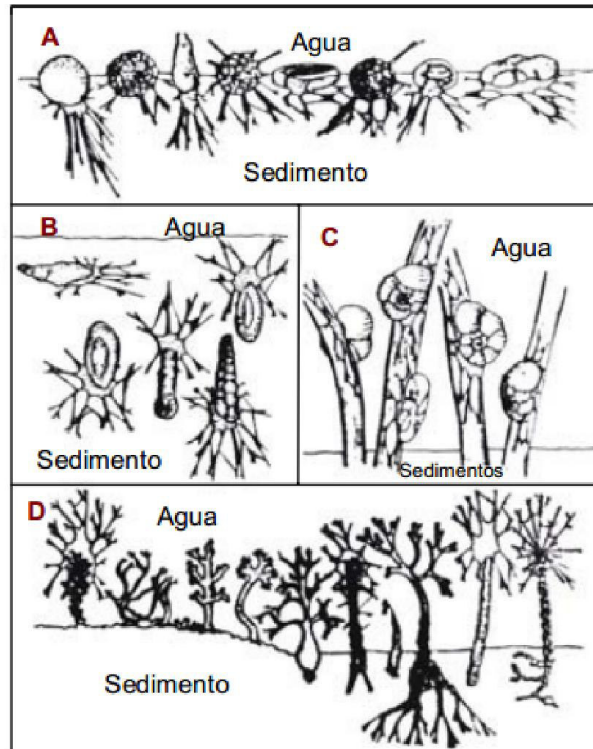


Figura 2. Modos de vida de foraminíferos bentónicos: (A) infaunal superficial; (B) infaunal profundo; (C) epifauna y (D) en suspensión (modificado de Bellier *et al.*, 1996).

Para el estudio ecológico de las comunidades de foraminíferos bentónicos, Shepherd *et al.* (2007) hacen énfasis en la incorporación de las fracciones de tamaño. Se ha encontrado que la fracción menor (e.g., 63–150 μm) puede contener un gran número de especies que no se hallan o están casi ausentes en las fracciones mayores (e.g., Rathburn y Corliss, 1994), particularmente en ambientes ricos de materia orgánica por lo que el análisis comparativo de las fracciones mayores (>300 μm ; >150 μm ; >125 μm) en relación a las fracciones menores (63–150 μm) explica en gran medida la dinámica de sus comunidades.

Las adaptaciones de foraminíferos bentónicos a niveles bajos de oxígeno están relativamente bien estudiadas y han sido revisadas en Bernhard y Sen Gupta

(1999). Entre los taxa calcárea, el tamaño de la testa parece ser mucho más pequeño bajo condiciones dioxicas, con más poros y las especies a veces tienen una pared más delgada que en sedimentos óxicos (Bradshaw, 1961; Phleger y Soutar, 1973; Pérez-Cruz y Machain-Castillo, 1990; Gooday *et al.*, 2000). El tamaño reducido en la zona mínima de oxígeno puede facilitar la prespiración mediante el aumento del área superficial a volumen. Se ha postulado también que este patrón puede estar relacionado a tasas de reproducción altas (gran cantidad de individuos juveniles) asociados a la cantidad de food (Phleger y Soutar, 1973).

2.1.3. Reproducción

En cuanto a su ciclo de vida, se caracterizan por presentar una alternancia de generaciones sexual y asexual (Goldstein, 1999) al igual que los planctónicos. Durante el modo sexual, un adulto gamonte (n) genera gametos haploides, los cuales se unen a otras células parentales y originan una forma microsérica o agamonte ($2n$) con un pequeño prolóculo y una gran testa. El adulto agamonte completa el ciclo reproduciéndose asexualmente por fisión múltiple. La forma megalosérica o gamonte resultante posee un prolóculo grande y una pequeña testa. Alternativamente, el agamonte puede producir una segunda generación asexual llamada esquizonte (Fig. 3).

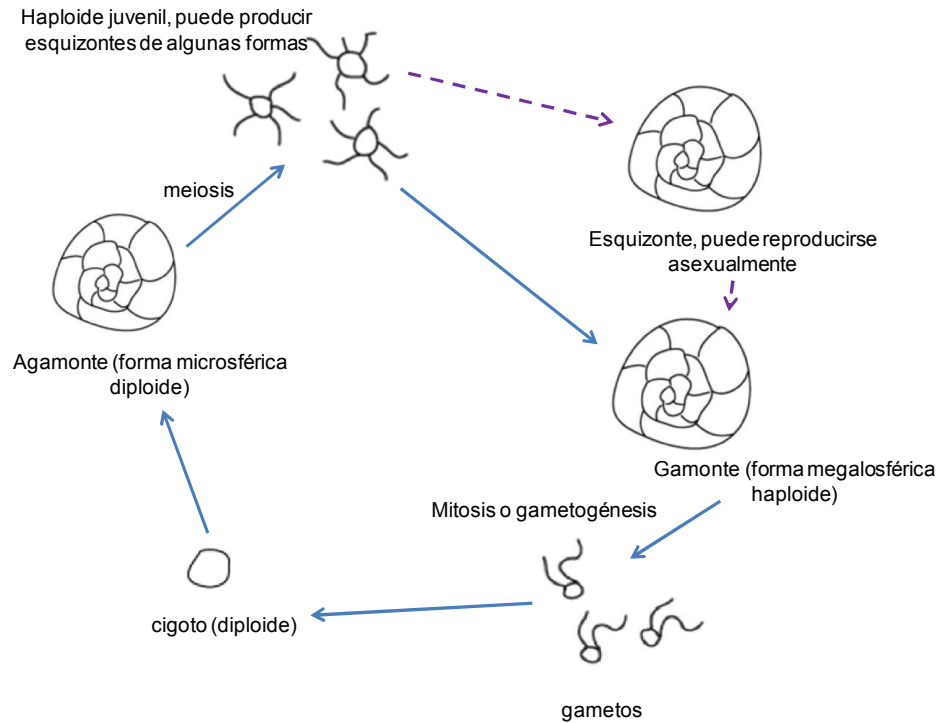


Figura 3. Diagrama mostrando un ciclo de vida generalizado de un foraminífero. Nótese la alternancia entre la forma megalosférica haploide y la forma microférica diploide (adaptado de Goldstein, 1999).

Por lo general, los individuos adultos mueren tras la liberación de los gametos o los juveniles (Murray, 2006). Se ha estimado que su lapso de vida puede oscilar de 3 meses hasta 2 años (Murray, 1983; Hallock *et al.*, 1986a). Debido a su tiempo de vida relativamente corto son capaces de adaptarse y responder rápidamente a los cambios en su entorno. Se ha visto que este rápido aumento en su reproducción puede suceder en cuestión de meses (Murray, 1992; Corliss y Silva, 1993) gatillado por la alta disponibilidad de materia orgánica.

2.1.4. Biomasa

La abundancia y la biomasa de los foraminíferos bentónicos están íntimamente relacionadas con la disponibilidad del alimento (Herguera y Berger, 1991).

Típicamente sus abundancias pueden superar en número a los metazoarios en zonas profundas (Snider *et al.*, 1984) sin reflejar una biomasa superior. Sin embargo, estos autores determinaron una importante contribución de los foraminíferos en profundidades abisales (~5000 m) con una biomasa que constituyó el 87% de la biomasa meiofaunal y el 55% del total de la biomasa bentónica en sedimentos de testigos del Pacífico Norte Central. En algunos ambientes con deficiencia de oxígeno, la biomasa de los foraminíferos puede exceder a la fauna metazoaria (e.g. Cuenca de Santa Bárbara; Buck y Bernhard, no publicado; Bernhard *et al.*, 2008).

En este sentido, debido a la importante contribución en términos de biomasa de estos organismos, se ha propuesto un papel más activo de los mismos en el flujo de energía (Gerlach, 1985) utilizando y/o reciclando (e. g. remineralización; Moodley *et al.*, 2002) el carbono orgánico que sedimenta en los márgenes continentales.

Para la estimación de la biomasa en foraminíferos bentónicos, se han aplicado diferentes metodologías mediante: el volumen de la testa (Murray, 1973), el volumen del protoplasma (Saidova, 1967), en razón del tamaño-volumen de la testa con modelos plásticos (Wefer y Lutze, 1976); el peso seco/húmedo del protoplasma (Gerlach, 1985) también ha sido usado y a través del ATP (Delaca, 1986; Linke, 1992). En la actualidad, se han propuesto alternativas más específicas a partir del contenido de proteínas (BCA) en el protoplasma (Movellan *et al.*, 2012).

Altenbach (1985), ajustando una curva de crecimiento exponencial exhibido por las mediciones de la longitud máxima de la testa de especies en sedimentos del margen continental (10 – 4410m) del Noroeste de África (21 °S), obtuvo la siguiente ecuación alométrica:

$$B = b \cdot L^a$$

en donde B corresponde al contenido de carbono orgánico (mg); L es la longitud máxima de la testa (µm); b y a son constantes a determinar. La longitud máxima de la testa, que en la calibración se relaciona directamente con el contenido de carbono orgánico, también ha sido empleada para la estimación de tasas de respiración en estos organismos (Hannah *et al.*, 1994; Nomaki *et al.*, 2007; Moodley *et al.*, 2008; Geslin *et al.*, 2011).

Gooday *et al.* (1992) señalaron un alto grado de exactitud en las mediciones realizadas por Altenbach (1985; 1987). Algunas de estas calibraciones realizadas para especies como *Globobulimina hoeglundi* y *Reophax dentaliniformis* (Anexo 9.1), fueron adaptadas por Kurbjeweit *et al.* (2000) para especies afines en forma y tamaño en los sedimentos del Mar de Arabia (1916 - 4425 m) con resultados bastante confiables. Estos últimos estudios descritos, a pesar de ser antiguos, aún suelen ser empleados (Nomaki *et al.*, 2007; Gooday *et al.*, 2009; Geslin *et al.*, 2011; Sabbattini *et al.*, 2012; Marques, 2012).

En cuanto a la biomasa de los taxa tectinácea (alogrómidos), la literatura es muy escasa (Murray, 1973, 1991; Korsun *et al.*, 1998, 2002). No obstante, pueden ser adaptados para tal fin (Murray y Alve 2000; Lesen, 2005).

2.1.5. Aplicaciones paleo-oceanográficas

Debido a que constituyen uno de los compuestos biogénicos (testas calcáreas) más abundantes en los sedimentos marinos con amplia distribución geográfica y su alta sensibilidad a los cambios en el ambiente, los convierten en herramientas muy útiles para las reconstrucciones paleoecológicas (estatigráficas) e indicadores del estado trófico del ecosistema marino.

2.2. Zonaciones batimétricas en ambientes marinos

El margen continental constituye una zona de transición entre la corteza terrestre y la corteza oceánica. Esta zona está comprendida por la plataforma continental y el talud continental (Fig. 4). La plataforma continental se extiende por lo general hasta el quiebre abrupto con el talud continental (~200 m), que a su vez termina en la parte más profunda del talud (~1000 m). El margen continental superior refiere a toda la plataforma continental en su plenitud y la parte superior del talud. La plataforma continental puede dividirse en tres divisiones: interna, la más costera; media y externa, que termina en el quiebre.

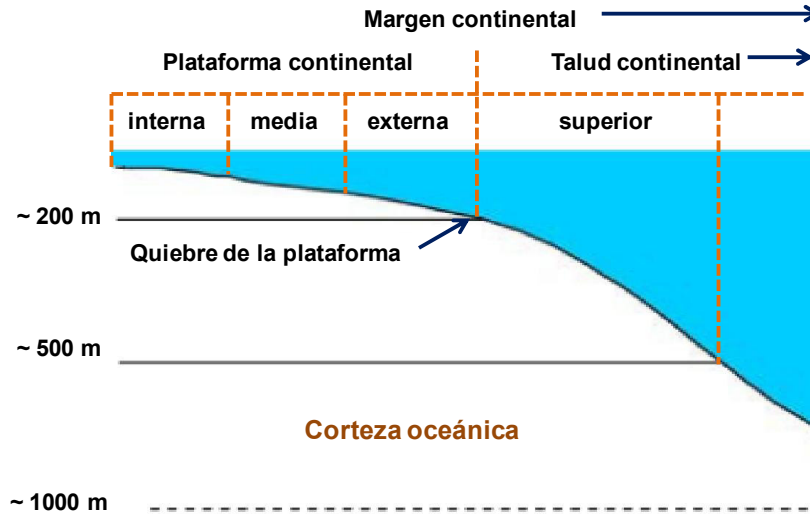


Figura 4. Esquema general de las zonaciones batimétricas en ambientes marinos. Las flechas hacia la derecha hacen referencia a una prolongación que abarca hasta el talud inferior y las zonas abisales.

2.3. La Zona Mínima de Oxígeno frente a la costa central del Perú

Uno de los ecosistemas marinos más productivos del planeta es el Sistema de la Corriente Peruana (Zuta y Guillén, 1970; Graco *et al.*, 2007), que alberga una alta producción primaria generada por celdas de surgencia frente a la costa central del Perú desde los 8 °S hasta los 14 °S (Gutiérrez *et al.*, 2008) corroboradas con imágenes satelitales de concentración de clorofila a (Fig. 5).

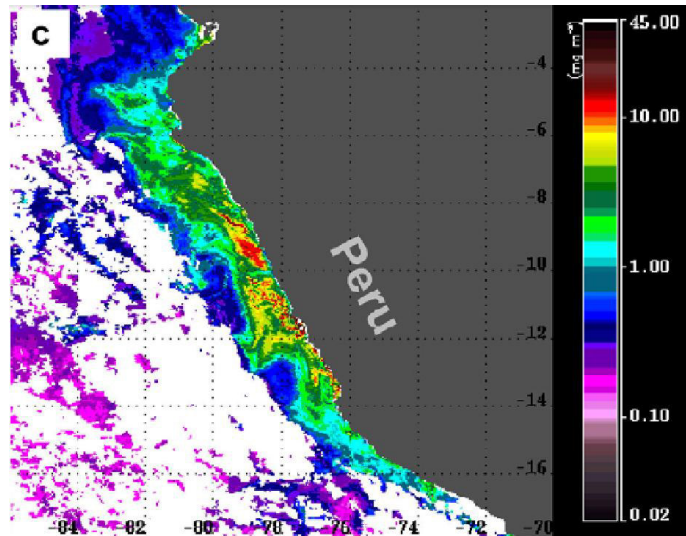


Figura 5. Imagen compuesta satelital de clorofila-*a* en abril del 2005 muestra la alta productividad en el Sistema de la Corriente de Humboldt (adaptado de Bakun y Weeks, 2008).

Además, el Pacífico Sudeste se caracteriza por presentar una zona mínima de oxígeno (ZMO) en la capa subsuperficial de la columna de agua, asociada a la circulación a gran escala y la baja ventilación general de las aguas intermedias. Frente a Perú, la ZMO se intensifica y presenta un límite más somero debido al elevado consumo de oxígeno vinculado a la oxidación de la materia orgánica, producida en grandes volúmenes en la capa superficial. Según Helly y Levin (2004) y Gutiérrez *et al.* (2006a) los límites de la ZMO frente a Perú se encuentran entre 30 - 40 m y 600 m de profundidad en promedio, excepto durante los eventos El Niño, cuando el límite superior se profundiza.

La intercepción de la ZMO con el margen continental, forma gradientes muy pronunciados de oxígeno y materia orgánica sedimentaria que afectan a las propiedades biogeoquímicas de los sedimentos (Levin *et al.*, 2003). Estos gradientes son más marcados frente a la costa central del Perú, en donde los sedimentos de la

plataforma se encuentran altamente reducidos y la sulfato-reducción constituye el principal proceso de la degradación de la materia orgánica sedimentaria (Suits y Arthur, 2000; Fossing, 1990). Frente a Callao (12 °S), los cambios de sucesión para los metazoarios bentónicos y tapices de *Thioploca* pueden estar controlados por la ocurrencia de eventos de oxigenación sobre la plataforma interna asociados a la variabilidad del ENSO (Gutiérrez *et al.*, 2008).

2.4. Ambientes Bentónicos de Óxido-Reducción y Calidad de Materia Orgánica en el Sedimento

Varios autores han establecido distintas divisiones de las condiciones de oxigenación en el ambiente marino con términos similares aunque con diferencias grandes en sus valores límites. Para esta tesis, se considera como referencia más precisa, la terminología propuesta por Bernhard y Sen Gupta (1999) seguida también por Cardich (2012) para el ecosistema bentónico frente a Perú central. De acuerdo a los primeros, un ambiente es óxico cuando presenta contenidos de oxígeno por encima de 1 mL.L⁻¹. Los ambientes disódicos se sitúan por debajo de este valor y hasta concentraciones de 0.1 mL.L⁻¹. También se define como micróxico a los ambientes con oxígeno por debajo de 0.1 mL.L⁻¹. Por último, los autores destacan la diferencia entre ambientes anódicos, sin oxígeno y con producción de sulfuro de hidrógeno (H₂S), y ambientes postódicos, sin oxígeno ni H₂S. Estos criterios resultan ser relevantes en estudios de ambientes enriquecidos orgánicamente como los sedimentos del margen continental de Perú Central, donde el oxígeno de fondo es por lo usual < 0.1 mL.L⁻¹ (microxia en el fondo), y se producen eventos de postoxia y anoxia cerca de la interface sedimento-agua (Cardich, 2012). En un estado de postoxia, cuando el oxígeno en el agua

intersticial aún es nulo, la sulfato-reducción no es el proceso bioquímico más importante en la oxidación de materia orgánica.

La materia orgánica en los sedimentos marinos es una mezcla de componentes que exhiben diferentes niveles de biodisponibilidad para los consumidores bentónicos, desde lábil (inmediatamente digestible; Mayer *et al.*, 1995) hasta refractaria (recalcitrante a la descomposición). Pérez (2012), en su estudio de la composición bioquímica y distribución de la materia orgánica sedimentaria, estimó una fracción potencialmente refractaria de materia orgánica, caracterizada por valores que se estabilizan a una mayor profundidad en un valor constante (fracción *background*) y que alcanza valores mayores bajo condiciones anóxicas posiblemente por una mayor preservación de la materia orgánica. Por su parte, la fracción potencialmente lábil, tiene una mayor probabilidad de ser biodegradada rápidamente por los organismos que habitan en los primeros centímetros de la columna de sedimento. Estas dos fracciones pueden estimarse indirectamente a partir de los perfiles verticales de las concentraciones, de acuerdo a lo explicado en Gutiérrez (2000). Cabe indicar que la diagénesis de las biomoléculas como proteínas y carbohidratos puede ser acelerada bajo condiciones óxicas (Fabiano y Pusceddu, 1998).

Fabiano *et al.* (1995) señalaron que la composición bioquímica de la materia orgánica sedimentaria puede ser asumida como una estimación de la materia potencialmente disponible para los consumidores bentónicos, donde los componentes altamente lábiles están sujetos a amplios cambios temporales y espaciales (Mayer *et al.*, 1995). Precisamente, en esto incurre la calidad de materia orgánica con indicadores del contenido alimenticio con valor nutritivo potencialmente asimilable por la fauna bentónica heterotrófica (Sellanes, 2002) cuantificada a través de sus principales

descriptores bioquímicos, carbohidratos, lípidos y proteínas presentes en el sedimento marino. Así por ejemplo, Levin *et al.* (2002) determinaron a las proteínas como fracción dominante de las concentraciones de carbono biopolimérico lábil en sedimentos del talud frente a Perú.

2.5. Respuesta de la comunidad de foraminíferos bentónicos a la disponibilidad de materia orgánica y las condiciones de óxido-reducción

En general, la comunidad de foraminíferos bentónicos (incluyendo los tipos no calcáreos) tienen una respuesta muy variada de acuerdo a los gradientes de la cantidad y calidad de materia orgánica sedimentaria y de concentración de oxígeno disuelto en el fondo, lo que limita su abundancia, riqueza de especies, diversidad y dominancia de algún taxón oportunista, así como de penetración en el sedimento (microhábitat). Según el modelo TROX, bajo condiciones eutróficas y con bajas concentraciones de oxígeno, las abundancias son elevadas, la diversidad disminuye y prácticamente toda la comunidad se concentra cerca de la superficie del sedimento (Jorissen *et al.*, 1995). Posteriormente, van der Zwaan *et al.* (1999) incorporaron a este modelo, gradientes redox y de materia orgánica como los factores que influyen en la distribución, densidad y biomasa de las especies (Fig. 6).

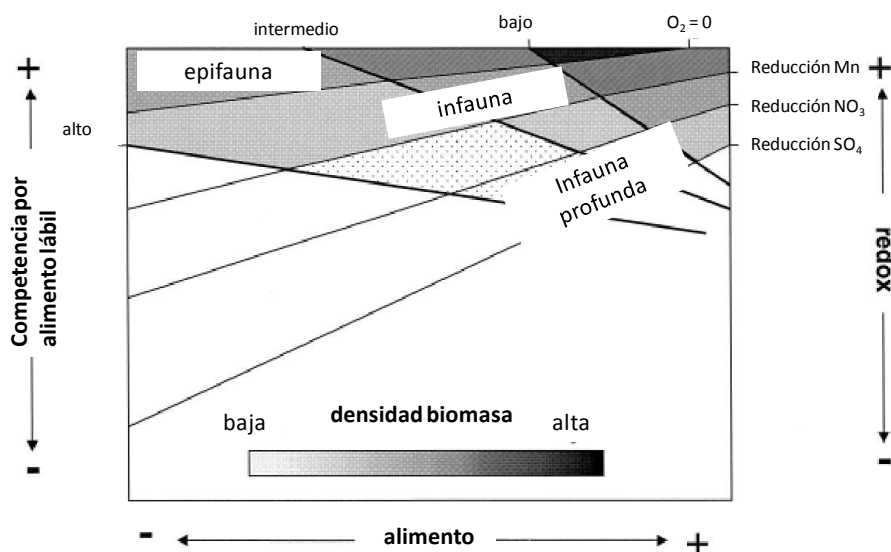


Figura 6. Modelo TROX modificado por Van der Zwaan *et al.* (1999), donde el flujo orgánico (alimento) y los gradientes redox controlan la distribución de especies epifaunales e infaunales en el sedimento.

La comunidad de foraminíferos bentónicos en los sedimentos del margen continental superior frente a Perú, es muy bien conocida con especies características de la ZMO, (Anexo 9.2). Algunas de estas especies también han sido reportadas para la zona litoral (e.g. Verano, 1974). Su diversidad y abundancia son gobernada por la concentración de sulfuros libres y la calidad del alimento (Cardich, 2012). Este autor identificó dos importantes asociaciones con especies indicadoras de condiciones de óxido-reducción en el sedimento superficial (Fig. 7). Por un lado, *Bolivina costata*, *Nonionella auris* y *Virgulinea fragilis* mostraron una distribución más cercana a la costa y un microhábitat de condiciones anóxicas y con presencia de alimento muy fresco. En esta asociación, *V. fragilis* fue exclusiva de condiciones anóxicas. Por el contrario, *Bolivina pacifica* estuvo asociado a condiciones de postoxia. Más bien, otras asociaciones como *Bolivina seminuda* y *Buliminella tenuata*, mostraron grandes

abundancias bajo postoxia y una amplia distribución espacial vinculada posiblemente al tipo de materia orgánica.

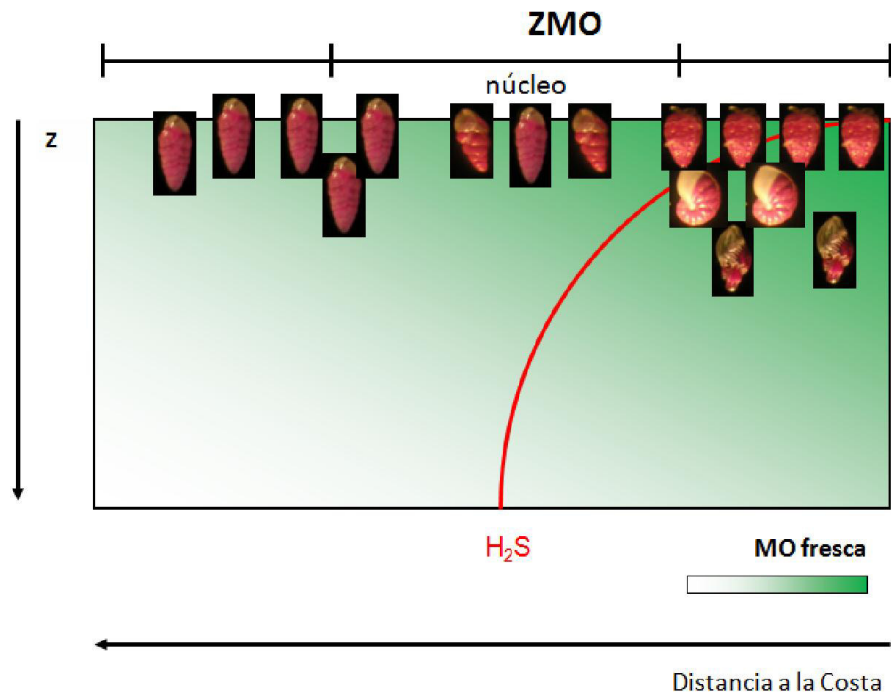


Figura 7. Principales asociaciones de especies indicadoras de condiciones óxido-reducción en los sedimentos del margen continental superior de Perú central determinadas en Cardich (2012). MO:

Materia orgánica; z: profundidad (penetración en el fondo del sedimento).

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Considerando los gradientes (costa-océano) de materia orgánica y de condiciones óxido-reductoras en los sedimentos superficiales del margen continental superior frente a Perú central, para la estructura comunitaria de foraminíferos bentónicos se plantea la siguiente hipótesis:

- La variación de la biomasa está relacionada directamente con la concentración y la calidad de materia orgánica; y a su vez, esta variación en la biomasa depende de las condiciones de óxido-reducción.

Objetivo General

- ✓ Estimar la biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos del margen continental superior frente a Perú central y establecer la relación con los indicadores de la concentración y calidad de materia orgánica y las condiciones de óxido-reducción en el sedimento.

Objetivos Específicos

- ✓ Evaluar la biomasa de foraminíferos bentónicos, incluyendo la biomasa por especie y por individuo, así como la distribución vertical en el sedimento.
- ✓ Comparar la biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos en sedimentos del margen continental superior frente a Callao y frente a Pisco.
- ✓ Determinar la relación de la biomasa de los foraminíferos bentónicos con los indicadores de la calidad de materia orgánica (Cl-a:Feopigmentos, Bact C:CT, proporción de proteínas y carbohidratos biodisponibles), condiciones de óxido-reducción en el sedimento (concentración de sulfuros libres (H_2S) en el agua intersticial) y otros factores ambientales (distancia a la costa, oxígeno de fondo), materia orgánica sedimentaria (CPE, Carbono Orgánico Total, Nitrógeno Total).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Área de estudio

Los puntos de muestreo se ubicaron en dos transectas: 1) en la plataforma continental frente a Callao (12 °S) y 2) en la plataforma continental y talud superior frente a Pisco (14.2 °S) (Figura 8). Ambas regiones han sido identificadas como importantes celdas de surgencia asociados a fuertes pulsos de flujo de materia orgánica y una intensa deficiencia de oxígeno, lo que ha permitido también establecer estudios de la reconstrucción de las condiciones oceánicas en el pasado (Gutiérrez *et al.*, 2006b; Sifeddine *et al.*, 2008). Además, mediciones de carbono orgánico total (COT) en los sedimentos sugieren que la zona frente a Callao es más productiva que la de Pisco (Gutiérrez *et al.*, 2009). Por otro lado, existen características topográficas que diferencian ambas plataformas. Frente a Callao, la plataforma continental (> 200 m) es ancha (~50 km) y con un pronunciado cambio de pendiente a la zona de talud. Frente a Pisco, en cambio, la plataforma es angosta (~15 km) y la transición entre plataforma y talud es más suave.

La nomenclatura de las zonaciones batimétricas es precisada en Cardich *et al.* (2012) y Cardich (2012) y se determinaron de acuerdo a la profundidad y a la proximidad a la costa en ambas áreas: plataforma interna (dentro de las 10 millas náuticas (mn) de la costa), plataforma media (entre los 10 y 20 mn) y plataforma externa (desde las 20 mn hasta el quiebre de la plataforma) para el margen frente a Callao; y plataforma interna (< 5 mn) y plataforma externa (~12 mn, hasta los 200 m de profundidad) frente a Pisco. El talud fue considerado a partir de mayores profundidades (Tabla 1). En adelante, estas zonaciones serán descritas como ambientes sedimentarios.

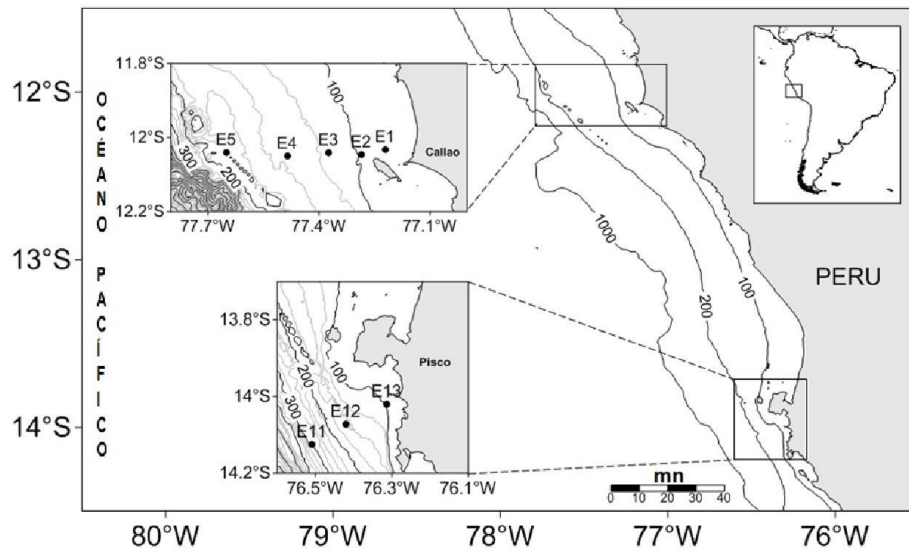


Figura 8. Representación de las transectas de las áreas de muestreo. Adaptado de (Cardich, 2012).

Los muestreos estuvieron vinculados con dos actividades del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), del proyecto Interacción de la Zona de Mínima de Oxígeno con la sedimentación de carbono orgánico y procesos bentónicos: 1) línea Callao (MiniOx) y 2) Crucero Intensivo Oceanográfico (CRIO). Para esta tesis, se seleccionaron las muestras de los cruceros: MiniOx de abril de 2009 (MiniOx 0904, frente a Callao), CRIO de abril de 2010 (CRIO 1004, frente a Callao y Pisco) a bordo del B.I.C. José Olaya Balandra, y CRIO de abril de 2011 (CRIO 1104, frente a Callao y Pisco) a bordo del B.I.C. SNP-2. Las estaciones de muestreo son mostradas en la Tabla 1.

4.2. Periodo de análisis

La estimación de biomasa de foraminíferos bentónicos implicó el reanálisis de muestras pertenecientes a los meses de abril de los años 2009, 2010 y 2011 (Tabla

2). Adicionalmente, se incluyeron dos nuevas estaciones para 2011, E4 (Callao) y E13 (Pisco). Las variables utilizadas en esta tesis son presentadas en la Tabla 2.

Tabla 1. Ubicación de las estaciones de muestreo. DC = Distancia a la costa (en millas náuticas); PI = Plataforma interna, PM = Plataforma media, PE = Plataforma externa, TS = Talud superior.

Estación	Latitud	Longitud	Profundidad (m.)	DC (mn)	Zona
E1	12° 01.90'	77° 13.07'	48	3	PI
E2	12° 02.76'	77° 17.27'	94	8	PI
E3	12° 02.34'	77° 22.53'	117	13	PM
E4	12° 02.93'	77° 29.01'	143	20	PE
E5	12° 02.22'	77° 39.07'	175	30	PE
E1	12° 01.90'	77° 13.07'	48	3	PI
E2	12° 02.76'	77° 17.27'	94	8	PI
E3	12° 02.34'	77° 22.53'	117	13	PM
E4	12° 02.93'	77° 29.01'	143	20	PE
E5	12° 02.22'	77° 39.07'	175	30	PE
E11	14° 07.50'	76° 30.54'	300	5	TS
E12	14° 04.32'	76° 25.20'	180	11	PE
E13	14° 01.20'	76° 18.78'	120	14	PI
E2	12° 02.76'	77° 17.27'	94	8	PI
E4	12° 02.93'	77° 29.01'	143	20	PE
E12	14° 04.32'	76° 25.20'	180	11	PE
E13	14° 01.20'	76° 18.78'	120	14	PI

4.3. Foraminíferos bentónicos

La colecta en campo y el procesamiento en laboratorio de las muestras en cuanto a foraminíferos bentónicos, pueden ser revisadas en Cardich *et al.* (2012) y Cardich (2012). De acuerdo al protocolo, basado en Rathburn y Corliss (1994), se precisaron de dos réplicas de lances independientes con el MUC (Fig. 9) para el análisis, realizando cortes de los cinco centímetros superficiales de cada testigo (tubo) de sedimento en niveles de uno o medio centímetro usando un anillo metálico de un

centímetro de espesor (Fig. 9) y espátulas de plástico. Cada sección de sedimento fue colocada en envases de plástico de 500 mL conteniendo una cucharada de tetraborato de sodio (Bórax, sustancia amortiguadora). Para la adecuada preservación de las testas, se agregó a cada envase, 100 mL de una solución de formol al 8% (idealmente tamponado con Bórax).

Respecto al muestreo, cabe resaltar la optimización que se ha logrado a nivel de resolución de corte para cada testigo de sedimento, considerando un nivel de corte de 1 centímetro para el muestreo del CRIO 0904 mientras que a partir del CRIO 1004 para Pisco se implementó un nivel de corte de medio centímetro para los primeros dos centímetros de cada testigo de sedimento (Fig. 9). Para el CRIO 1004 de Callao se siguió el mismo protocolo aunque el muestreo fue por triplicado y cada testigo fue seccionado verticalmente en niveles de (0-1) cm., (1-2) cm., (2-5) cm. y (5-10) cm, con el mismo criterio usado para la meiofauna metazoaria (Pérez, 2012).

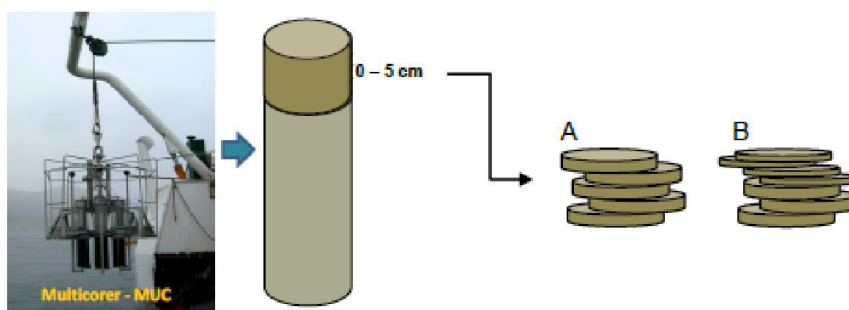


Figura 9. Imagen del multisacatestigo MUC para la extracción de los testigos de sedimento superficial y esquematización de los niveles de corte de 1 cm en cruceros de 2009 (A) y los niveles utilizados a partir de 2010 (B). Adaptado de Cardich (2012).

En el laboratorio, la tinción para el análisis de foraminíferos bentónicos ('vivos') se efectuó agregando 65 mL de una solución de formol al 4% con Rosa de Bengala (1 g. L^{-1}) a cada envase, dejando reposar una semana. Si bien, esta técnica de tinción posee algunas limitaciones (Bernhard, 1988), continúa siendo utilizada por su practicidad (Gooday y Rathburn, 1999). En relación a esto, se consideraron 'vivos', sólo los especímenes que presentaban todas las cámaras teñidas, a excepción de la última (Tapia *et al.*, 2008).

Antes de tamizar, las muestras de cada intervalo se vertieron en una probeta de 1000 mL con la ayuda de una piseta, anotándose el volumen total obtenido en la probeta y el del agua gastada. Es importante registrar los volúmenes de cada solución usada en el muestreo, así como los sustraídos del volumen total en la probeta con la finalidad de calcular el volumen real de sedimento obtenido en cada intervalo muestreado.

Las muestras se tamizaron utilizando las mallas de 63, 150 y 500 μm . Para permitir el conteo de especies de foraminíferos de "testa suave" (no calcárea), el análisis de cada fracción de tamaño se realizó "al húmedo" en placas Petri (Bernhard y Sen Gupta, 1999). Al microscopio estereoscópico, se separaron a los individuos de foraminíferos y se agruparon por taxa, preservándolos en frascos de vidrio de 20 ml con formol al 4% supersaturado con Bórax. Los datos de densidad fueron expresados en 50 cm^3 , salvo para los datos del CRIO 1004 (Callao) que se expresaron en 10 cm^3 .

Estos procedimientos se realizaron para las muestras de las estaciones E4 (Callao) y E13 (Pisco) del 2011 que constituyen la información adicional con que se trabajó para

esta tesis. Las muestras preservadas fueron las que sirvieron para la posterior estimación de la biomasa.

4.4. Estimación de la biomasa

4.4.1. Foraminíferos calcáreos y aglutinados

La biomasa de los foraminíferos bentónicos calcáreos y aglutinados fue estimada empleando las fórmulas de regresión lineal obtenidas en Altenbach (1985) y posteriormente utilizada en Kurbjeweit *et al.*, (2000). Para las especies no determinadas por Altenbach (1985), se aplicó la razón carbono/diámetro propuesto por Kurbjeweit *et al.* (2000), usando especies de tamaño y forma similar.

La relación de fórmulas para la estimación de la biomasa de las especies registradas para el margen continental superior de Perú central es presentada en el Anexo 9.3 junto a las especies semejantes en forma y tamaño.

4.4.2. Foraminíferos tectináceos (alogrómidos)

Para la estimación de la biomasa de los taxa tectinácea se aproximó la forma de las células (volumen protoplasmático) a formas geométricas con ligeras variantes a los métodos aplicados por Murray (1973, 1991) y Korsun (2002).

Para los alogrómidos de morfotipo esférico, la forma de la testa (célula) fue aproximada a una esfera mientras que las formas ovaladas fueron asemejadas a un esferoide prolato u oblato según Murray (1973, 1991). Para todos los casos, el

método requirió de la medición del radio mayor y menor de cada individuo, determinando el biovolumen en mm^3 mediante una gráfica tamaño-volumen (Anexo 9.4).

Para los alógrómidos de morfotipo elongado, el volumen del protoplasma fue calculado con la fórmula (Korsun, 2002):

$$V (\mu\text{l}) = k * S^3 * n$$

Donde k es una constante igual a 0.1; S es la longitud lineal media de la testa en la fracción; y n es el número de individuos en la fracción. El coeficiente k igual a 0.1 (significa que el protoplasma ocupa 10% del S^3), estimado a partir de la típica forma elipsoidal de la testa (célula), el grosor de la pared, la complejidad del lumen de la testa (célula) y la presencia de lagunas protoplasmáticas. El biovolumen The volumen del protoplasma es obtenido en $\mu\text{l} \cdot 10 \text{ cm}^{-3}$ de peso húmedo; Murray, 1991) y convertido a unidades de biomasa en $\text{mg} \cdot 10 \text{ cm}^{-3}$ asumiendo un peso específico de $1 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ y luego a gramos de carbono ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$).

4.4.3. Determinación de la longitud patrón de la testa

Debido a las elevadas densidades que presentaron estos organismos y por lo que implicaba la metodología para la estimación de la biomasa, se estableció un criterio de biometría de los individuos que consistió en seleccionar longitudes patrones que representasen un rango válido de tamaño de las testas, incluyendo, en cierto modo, aquellas con mayor frecuencia.

Para este fin, se midió la longitud máxima de las testas y/o de las células (alogrómidos) de las especies *B. costata*, *B. seminuda*, *B. pacifica*, *N. auris*, *V. fragilis*, *B. tenuata*, *B. elegantissima*, Alogrómido morfotipo I, *Pseudoparrella* sp., *C. inflatus* y *C. auriculus*. Se utilizó un ocular micrométrico incorporado en el microscopio estereoscopio Carl Zeiss Discovery V8, en el cual cada unidad estereoscópica equivale 125 μm a 800X de magnificación. En todos los casos se midió la mayor cantidad de individuos posibles (máx. 500 ind.) y al menos 25 individuos por especie. Posteriormente, las medidas obtenidas fueron graficadas en un *box plot*, para establecer el límite inferior y superior de los rangos de longitudes válidas. Dichos límites coincidieron con el percentil 1 y 99 de cada rango dividiéndolos en intervalos simétricos de aproximadamente 100 μm dentro de los cuales el promedio fue considerado la longitud patrón para cada intervalo de tamaño. Adicionalmente, se separaron en láminas porta-foraminíferos aquellos individuos con tales longitudes para cada especie con fines de referencia. Finalmente, los *outliers* o valores extremos fueron medidos unitariamente (Anexo 9.5).

La estimación de la biomasa total, por tanto, requirió de la separación de aquellos individuos que caracterizasen un grupo de longitudes o tamaños semejantes y que a su vez pudiesen ser identificables a un nivel de resolución óptico mayor en el microscopio estereoscopio de acuerdo a los intervalos de tamaños. La longitud patrón de cada intervalo por especie fue aplicada a las fórmulas de estimación de biomasa (Anexo 9.3) y multiplicada por el número de individuos para ese intervalo. La biomasa total fue considerada como la suma de la biomasa resultante para todos los intervalos de tamaño.

4.4.4. Biomasa de la comunidad

La biomasa total integrada de la comunidad en los primeros cinco centímetros de la columna de sedimento (0 – 5 cm; mgC.m⁻²) fue definida como *Total Biomass Stock* (TBS) para este estudio. Asimismo, se estimó la biomasa por cada taxa, a nivel de especie; y por último, a nivel de individuo (µg.célula⁻¹) dividiendo la biomasa promedio entre la densidad promedio (abundancia) de cada especie.

4.5. Parámetros ambientales

4.5.1. Indicadores de calidad de materia orgánica

Para la estimación de la calidad de materia orgánica, entendida como la materia orgánica biodisponible, se determinó la fracción hidrolizable de las proteínas (PRTh) y de los carbohidratos (CHOH) presente en los sedimentos de las transectas de Callao y Pisco del período de abril de 2010. Para ello se aplicó la adaptación del método de Lowry *et al.* (1951) descrito en Mayer *et al.* (1986) para la fracción hidrolizable de las proteínas (PRTh), y la modificación del método descrito en Fabiano y Danovaro (1998) para CHOH. En ambos casos, la combinación de enzimas hidrolíticas atacan las cadenas largas y cortas de estas biomoléculas, cuantificando la fracción soluble. De este modo, en términos generales, se pueden identificar las biomoléculas metabólicamente asimilables para los organismos bentónicos. Los protocolos para el análisis de ambos componentes biodisponibles se muestran en la Fig. 10.

En esta tesis también se consideraron otros indicadores del contenido de materia orgánica fresca en el sedimento (con una alta proporción de partículas metabólicamente activas que recién sedimentan), tales como: 1) la proporción entre el carbono microbacteriano y el carbono (C) total (Bact C:CT) para el período de 2009 (Cardich, 2013) y para el período de 2010 a partir de la información presentada en Cuevas (2013), y 2) la proporción de clorofila *a* y feopigmentos (razón Cl-*a*:Feop). Además, se añadieron las razones de CHOh:CT y PRT_h:N, normalizadas a partir de la fracción de carbono (C) y de nitrógeno (N) presente en una mol de glúcidos y aminoácidos, respectivamente, en base a su fórmula química general. El gradiente espacial de estos indicadores fue graficado de acuerdo a la distancia de la costa (Fig. 19 y 20).

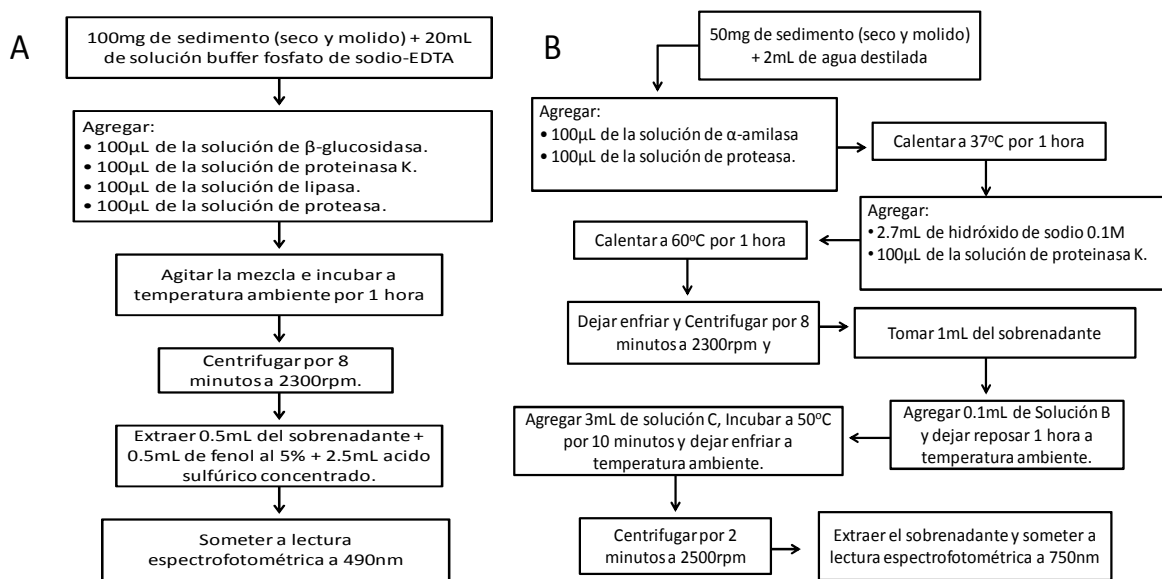


Figura 10. A) Cuadro de flujo para determinación del contenido de carbohidratos hidrolizables en sedimentos. Modificado de Dubois *et al.* (1956) y Fabiano y Danovaro (1998). B) Cuadro de flujo para determinación del contenido de proteínas hidrolizables en sedimentos. Modificado de Lowry *et al.* (1951) y Mayer *et al.* (1986). Tomado de Pérez (2014).

4.5.2. Indicadores de concentración de materia orgánica

Como indicadores de concentración de materia orgánica fueron utilizados datos de fitopigmentos totales (CPE), clorofila-*a* (Cl-*a*), carbono orgánico total (COT), y nitrógeno total (N). Adicionalmente, la razón C:N fue usada para determinar el estado de preservación de la materia orgánica sedimentada (Cardich, 2012).

4.5.3. Carbohidratos (CHO) y proteínas (PRT) totales

Las muestras para el análisis bioquímico en los sedimentos de Pisco para el período de abril de 2010 recibieron el mismo tratamiento seguido por Pérez (2012). Dichas muestras fueron proporcionadas por el Laboratorio de Geología Marina del IMARPE y se analizaron en el Laboratorio de Ciencias del Mar de la Unidad de Investigaciones de la Universidad Peruana Cayetano Heredia.

Estos análisis se basaron en el método colorimétrico de Dubois *et al.* (1956) para carbohidratos totales y la lectura de la absorbancia hecha por espectrofotometría a 490nm. El análisis de proteínas totales, a su vez, fue realizado de acuerdo al método colorimétrico de Lowry *et al.* (1951), modificado por Rice (1982). La absorbancia de intensidad de la coloración, en este caso, se midió por espectrofotometría a 750nm. Las concentraciones de carbohidratos y proteínas totales presentes en la muestra de sedimento fueron registradas en mg.g⁻¹.

La información de la composición bioquímica (incluyendo lípidos totales) de los sedimentos de la plataforma frente a Callao es extraída de Pérez (2012), para este

mismo período (abril de 2010). La curva de calibración calculada para ambos análisis puede ser revisada en la tesis de este autor.

4.5.4. Condiciones de óxido-reducción en el sedimento

La concentración de sulfuro de hidrógeno (H_2S) fue utilizada como descriptor de las condiciones de óxido-reducción en el sedimento. A partir de los inventarios de sulfuro de hidrógeno en los dos primeros centímetros se estableció el estado redox (anoxia, postoxia y mixta ('transición')) de acuerdo a lo realizado en Cardich (2012).

4.5.5. Oxígeno disuelto (OD)

Las condiciones oceanográficas durante los años de muestreo fueron reportadas por Cardich (2012) mediante perfiles verticales de oxígeno disuelto (OD) en la columna de agua.

4.6. Procesamiento y análisis de datos

Los valores de biomasa se hallaron en $\mu\text{gC} \cdot 10\text{cm}^{-2}$ aunque son presentados en $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$ para la comparación con otros estudios. Los valores de biovolumen en (e.g. $\text{mm}^3 \cdot 10\text{cm}^{-3}$; $\text{mm}^3 \cdot 10\text{cm}^{-3}$) para alorómidos fueron convertidos a unidades de carbono orgánico de acuerdo a lo planteado por Korsun *et al.* (1998) y Murray y Alve (2000) quienes concuerdan en la aplicación de la razón de 10 a 1 entre peso húmedo/volumen y el carbono orgánico, asumiendo que el volumen protoplásmico

tiene un peso específico aproximado de 1 g/cm^3 (Gerlach *et al.*, 1985; Korsun, 2002) y que contiene 10% de carbono orgánico.

Para los análisis estadísticos se emplearon pruebas no paramétricas (prueba de Kruskal-Wallis, Kruskal-Wallis de Múltiples Comparaciones y U de Mann Whitney) a fin de identificar y explorar posibles diferencias significativas en la biomasa a distintos niveles (comunidad, taxa, especie, célula) con respecto a Callao y Pisco, distancia a la costa (ambientes sedimentarios) y estados redox en el sedimento (anoxia, postoxia). Además, se realizaron correlaciones de rango de Spearman para evaluar la relación entre la biomasa, los parámetros sedimentarios y el oxígeno de fondo. Estas pruebas estadísticas se realizaron mediante SPSS (versión 18.0) y el software R-project. Por otro lado, el paquete estadístico de Excel (versión 2007) fue utilizado para el análisis de regresión de los inventarios del TBS en 0-2 cm y 0-5 cm en el sedimento.

Tabla 2. Cuadro de síntesis con las variables utilizadas en esta tesis.

	Período de Muestreo																Fuente
	Abril 2009					Abril 2010							Abril 2011				
	Callao					Callao					Pisco		Callao		Pisco		
	E1	E2	E3	E4	E5	E1	E2	E3	E4	E5	E13	E12	E11	E2	E4	E13	
<i>Parámetros comunitarios</i>																	
1 Determinación de spp.																	<div><div></div> Cardich (2012, 2013)</div> <div><div></div> Cardich <i>et al.</i> (2012)</div> <div><div></div> Pérez (2012)</div> <div><div></div> Cuevas (2013)</div> <div><div></div> este estudio (2014)</div>
2 Densidad (ind.50cm ⁻²)																	
3 Distribución vertical (0-5 cm)																	
4 Estimación de la biomasa [mgC.m ⁻²]																	
<i>Indicadores de calidad de materia orgánica</i>																	
1 Razón clorofila- <i>a</i> y feopigmentos (Cl- <i>a</i> :Feop)																	
2 Proporción de carbono microbacteriano y carbono total (Bact C:CT)																	
3 Fracción hidrolizable de los carbohidratos (CHOh) y las proteínas (PRTh) [mg.g ⁻¹]																	
4 Razones CHOh:CT y PRTh:N																	
<i>Indicadores de concentración de materia orgánica</i>																	
1 Clorofila - <i>a</i> (Cl - <i>a</i> [µg.g ⁻¹])																	
2 Fitopigmentos totales (CPE [µg.g ⁻¹])																	
3 Carbono Orgánico Total (COT [%])																	
4 Nitrógeno total (N [%])																	
5 Razón C:N																	
6 Carbohidratos (CHO) y proteínas (PRT) totales [mg.g ⁻¹]																	
<i>Indicador de condiciones de óxido-reducción en el sedimento</i>																	
1 Concentración de (H ₂ S) en los dos primeros centímetros [0-2 cm]																	
2 Concentración de (H ₂ S) en la columna de sedimento [0-5 cm]																	
Estado redox	Ax	Ax	Px	Px	Px	M	M	M	M	Ax	M	Px	Px	Ax	Px	Ax	Ax
<i>Otros parámetros abióticos</i>																	
1 Oxígeno disuelto de fondo (OD [mL.L ⁻¹])																	
2 Temperatura (°C)																	
3 Salinidad																	

Estados redox: Ax = Anoxia, Px = Postoxia, M = Mixta (Transición).

5. RESULTADOS

5.1. Biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos

Los inventarios de la biomasa total promedio para las estaciones E4 y E13 durante abril de 2011 permitieron calcular la respectiva biomasa total integrada (TBS) (Tabla 3). El modelo de regresión lineal confirmó que la biomasa promedio de la comunidad en los dos centímetros superficiales de los sedimentos del margen continental superior de Perú central explica la variación del TBS en 99% ($R^2=0.99$). Además, la probabilidad o valor- p para el TBS indicó un coeficiente β (1.04 para Callao y 1.01 para Pisco) significativo para ambos modelos ($p<0.05$). Sin embargo, el coeficiente α (intercepción) no resultó ser significativo, por lo que se prescindió de tal valor (Fig. 11).

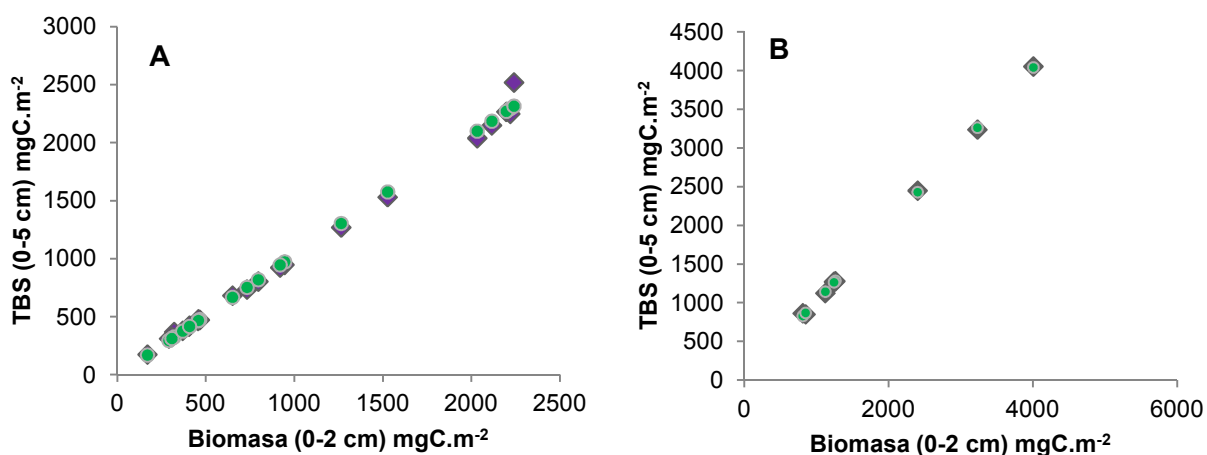


Figura 11. Curva de regresión ajustada para Callao (A) y Pisco (B). Los valores del TBS (mgC.m^{-2}) replicados de las estaciones en cada transecta se muestran en lila y el pronóstico para la TBS en verde.

5.1.1. Variación espacio-temporal de la biomasa

La biomasa total integrada (0 – 5 cm; mgC.m⁻²) de los foraminíferos bentónicos (TBS) tuvo un patrón heterogéneo en toda la transecta con un valor máximo de 496.2 ± 262.41 mgC.m⁻² en la estación más costera (E1, 48 m) y un mínimo de 347.43 ± 29.38 mgC.m⁻² (E2, 94 m) durante abril de 2009. En abril de 2010, frente a Callao, se observó una ligera tendencia decreciente con la batimetría (Fig. 12) con valores por encima de 1000 mgC.m⁻². Por su parte, frente a Pisco, en ese mismo período, se observó un incremento gradual de la biomasa desde la plataforma interna (E13, 120 m) hacia el talud superior (E11, 300 m) (Fig. 12) donde se registró el valor más alto en este estudio 3251.45 ± 1135.39 mgC.m⁻² (Tabla 3). El TBS de la plataforma interna frente a Pisco, en ese período, fue similar a los valores reportados frente a Callao para el mismo período (Tabla 3). Para abril de 2011, el TBS en la E2 (94 m) obtuvo los valores más altos en relación a los otros dos períodos anteriores, mientras que la estación E4 (143 m) presentó los valores más bajos (Tabla 3). Las únicas estaciones muestreadas en Pisco en abril de 2011 (E13, 120 m; E12, 180 m) mostraron la misma tendencia creciente hacia la zona oceánica aunque con valores distintos respecto al mes de abril del año anterior (Fig. 12).

La Tabla 3 muestra los inventarios de biomasa para los horizontes (intervalos) del centímetro superficial (0-1 cm) y de 0-5 cm.

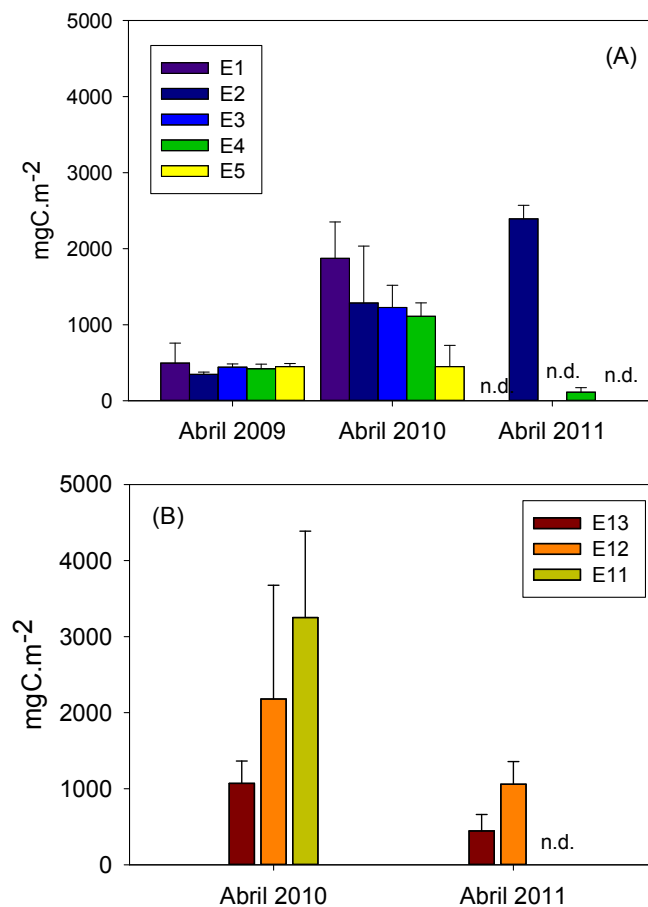


Figura 12. Distribución espacio temporal de la biomasa total integrada (TBS) (0 – 5 cm, mgC.m^{-2}) de los foraminíferos bentónicos en el margen continental superior de Perú central: abril de 2009, 2010 y 2011 frente a Callao (A) y abril de 2010 y 2011 frente a Pisco (B). No determinado (n.d.).

5.1.2. Contribución por taxa

La biomasa de foraminíferos calcáreos dominó ampliamente la comunidad (> 85%) en las dos áreas de estudio. Por otro lado, los foraminíferos aglutinados mostraron un aumento hacia las zonas más profundas (Fig. 13), mientras que la contribución de los foraminíferos tectináceos siempre fue menor al 1 % (Tabla 3).

En el primer centímetro del sedimento, la biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos en todas las estaciones estuvo conformada mayoritariamente por foraminíferos calcáreos (> 83 %) (Tabla 3). Hacia la plataforma interna, se encontró la mayor parte de este grupo (> 99 %) y la contribución disminuyó hasta 83 y 86 % hacia la estación más profunda (E5, 175 m) frente a Callao en abril de 2009 y 2011 respectivamente, y se mantuvo por encima de 99 % en el mismo mes de 2010. Frente a Pisco, su contribución siempre fue mayor a 96 %. En el caso de los foraminíferos tectináceos constituyeron el grupo de menor contribución, aumentando sutilmente con la profundidad hacia fuera de la costa, registrando su mayor contribución (1.8 %) en la estación E4 (143 m) durante abril de 2011. Frente a Pisco, su contribución siempre fue menor al 1 %. En contraste, los foraminíferos aglutinados aumentaron en biomasa con la profundidad de la estación, variando desde <1 % en las estaciones de la plataforma interna hasta 16 % en la estación más profunda (E5) (Tabla 3). Dicha contribución no resultó tan marcada en abril de 2010 frente a Callao. El TBS (0-5 cm) presentó las mismas tendencias.

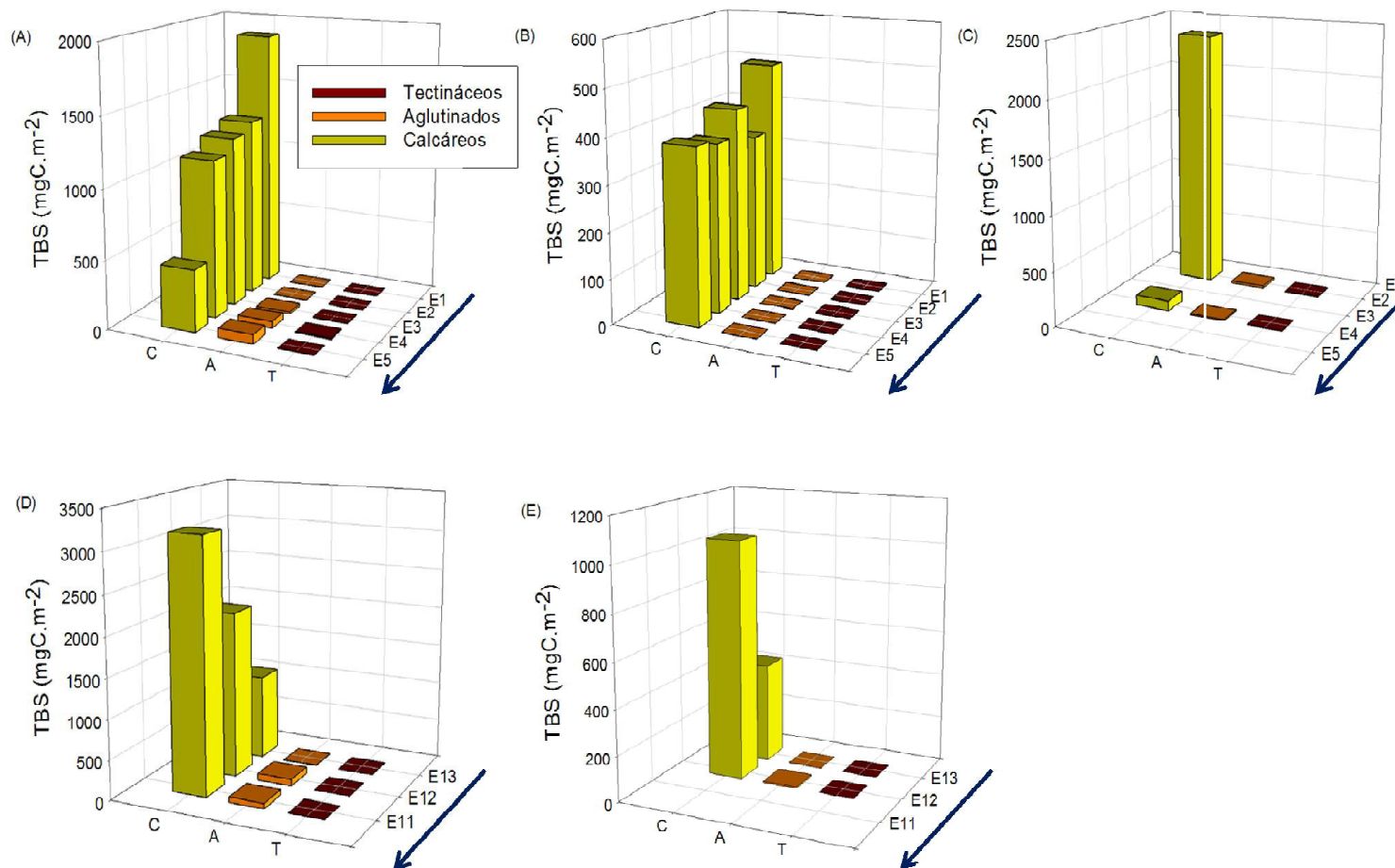


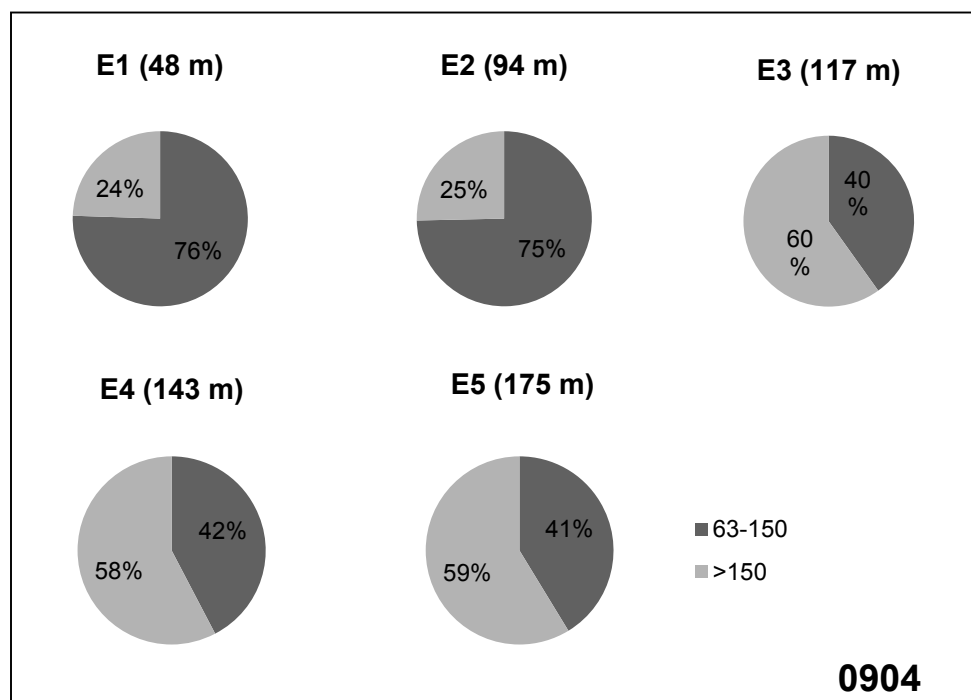
Figura 13. Biomasa total integrada (TBS) ($0 - 5 \text{ cm}$, $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}$) de cada taxa en el margen continental superior de Perú central: abril de 2009 (A), abril de 2010 (B) y abril de 2011 (C) frente a Callao; abril de 2010 (D) y abril de 2011 (E) frente a Pisco. Nótese que las escalas difieren. La flecha señala en dirección fuera de la costa.

Tabla 3. Biomasa comunitaria (0-1 cm; 0-5 cm) y contribución porcentual por taxa de los foraminíferos bentónicos en el margen continental superior de Perú central en abril de 2009, 2010 y 2011. (*) Biomasa obtenida a partir del (0-2 cm).

0-1 cm						0-5 cm				
Biomasa (mgC.10cm ⁻³)			Grupos taxonómicos (%)			Biomasa (mgC.m ⁻²)		Grupos taxonómicos (%)		
			Calcáreos	Tectináceos	Aglutinados			Calcáreos	Tectináceos	Aglutinados
0904	E1	379.08 ± 239.36	99.89	0.03	0.08	496.2 ± 262.41	99.78	0.09	0.13	
	E2	248.6 ± 1.9	99.97	0.02	0.01	347.43 ± 29.38	99.83	0.03	0.14	
	E3	409.08 ± 38.52	96.36	0.06	3.59	442.37 ± 41.66	96.23	0.06	3.71	
	E4	381.13 ± 50.9	87.30	0.06	12.64	421.19 ± 60.59	88.14	0.06	11.80	
	E5	373.25 ± 35.34	83.42	0.04	16.55	450.17 ± 40.04	85.51	0.05	14.44	
1004	E1	1601.8 ± 448.89	99.99	0.004	0.000	1873.68 ± 478.42	99.98	0.02	0.00	
	E2	1248.04 ± 722.07	99.97	0.02	0.01	1287.02 ± 747.89	99.91	0.05	0.04	
	E3	1205.06 ± 280.7	99.88	0.01	0.24	1226.82 ± 292.19	99.71	0.06	0.23	
	E4	1100.42 ± 173.21	99.35	0.02	0.64	1111.89 ± 175.21	99.34	0.03	0.63	
	E5	435.6 ± 275.83	99.56	0.02	0.42	448.78 ± 280.49	99.57	0.03	0.40	
	E13	877.72 ± 313.89	99.64	0.01	0.35	1070.3 ± 293.45	99.68	0.03	0.29	
	E12	2121.7 ± 1385.83	96.39	0.01	3.61	2179.54 ± 1495.46	96.10	0.01	3.90	
	E11	3177.3 ± 1644.31	97.98	0.01	2.02	3251.45 ± 1135.39	97.96	0.01	2.03	
1104	E2	1769.91 ± 661.18	98.78	0.14	1.09	2392.13 ± 178.7	98.94	0.14	0.91	
	E4	91.68 ± 58.84	86.21	1.76	12.03	108.57 ± 60.43*	--	--	--	
	E13	410.88 ± 280.39	99.93	0.07	0.01	441.39 ± 215.88*	--	--	--	
	E12	890.62 ± 472.56	99.29	0.02	0.70	1059.76 ± 297.36	99.39	0.02	4.55	

5.1.3. Contribución por fracción de tamaño

La fracción de menor tamaño (63 – 150 μm) superó a la fracción mayor (>150 μm) en todos los casos, llegando a representar 62 – 87 % del total del TBS, excepto en abril de 2009 frente a Callao en donde la fracción mayor superó a la menor desde la E3 (117 m) hacia la E5 (175 m) (Fig. 14). Sin embargo, la contribución de la fracción de mayor tamaño aumentó sucesivamente con la profundidad frente a Callao en los períodos 2009 y 2011 (Fig. 14). Por otro lado, en los mismos períodos, la contribución de la fracción menor fue más marcada tanto en la plataforma interna como en la plataforma externa frente a Pisco.



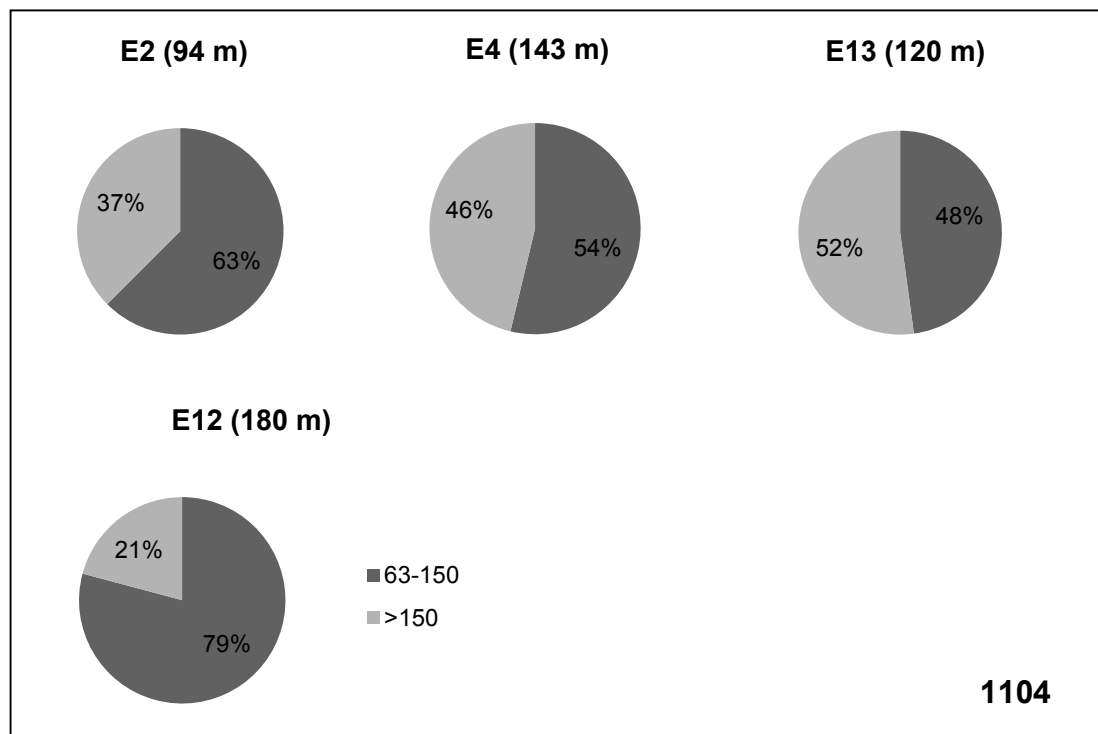
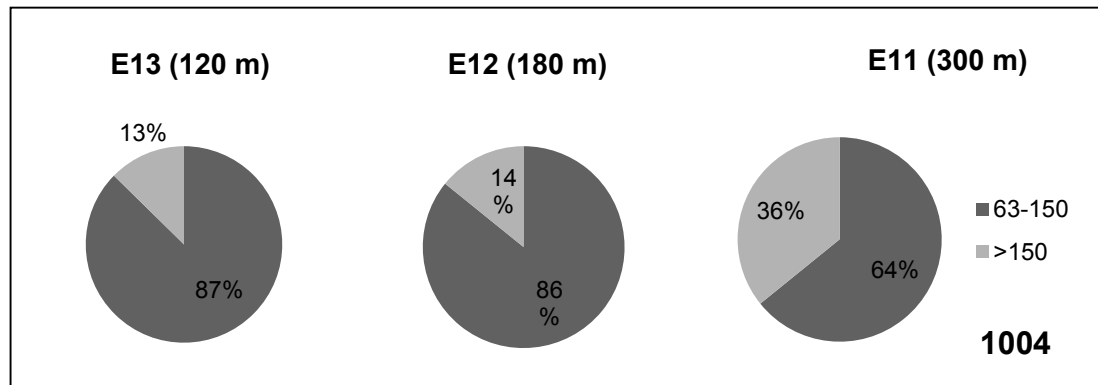


Figura 14. Contribución porcentual de cada fracción de tamaño presentada en *pie* en el margen continental superior de Perú central para los 3 períodos de estudio.

5.1.4. Contribución por especies

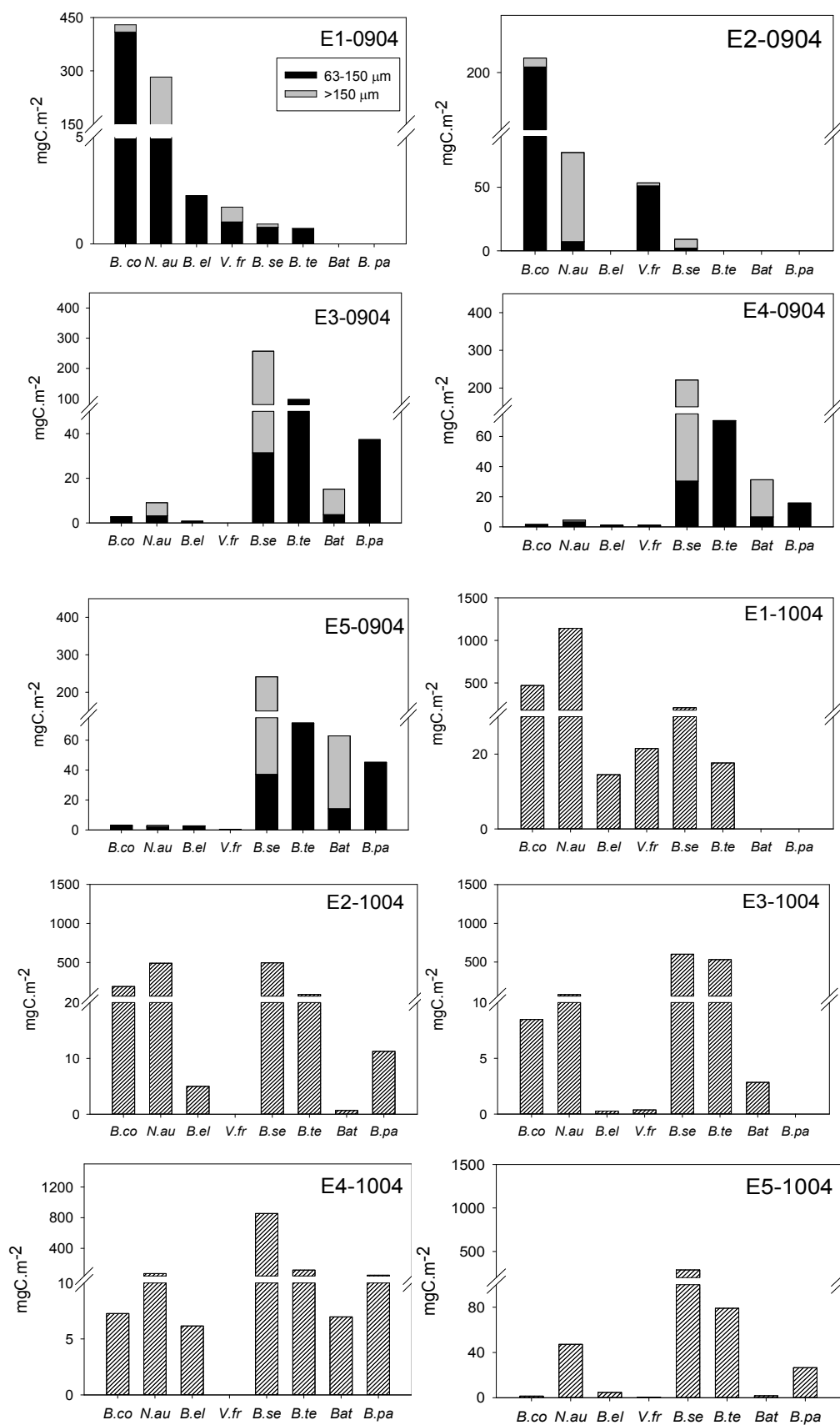
La biomasa de las especies más recurrentes por fracción de tamaño (63-150 μm y >150 μm) en cada estación se presenta en la Figura 16. La biomasa de los bolivínidos siempre dominó la comunidad de foraminíferos bentónicos en todas las estaciones frente a Callao y Pisco. La biomasa de algrómidos no ofreció mayor contribución en ninguna estación (Tabla 4; A y B).

En abril de 2009, la biomasa estuvo dominada ampliamente por individuos de menor tamaño de *Bolivina costata* obteniendo el mayor valor de toda la transecta (E1) seguida de *Nonionella auris* con una mayor contribución de los individuos más grandes en la plataforma interna frente a Callao. A su vez, dichas biomásas fueron disminuyendo con la profundidad. La biomasa de *Virgulinitella fragilis* obtuvo su mayor aporte en la E2 (Fig. 15). Hacia la plataforma media y externa (E4 y E5), la biomasa de individuos de mayor tamaño en *Bolivina seminuda* fue considerablemente notable, mientras que para *Buliminella tenuata* la biomasa de la fracción de menor tamaño predominó en su contribución. Asimismo, la biomasa de *B. pacifica* estuvo conformada principalmente por individuos de menor tamaño y en el caso de la especie aglutinada *Bathysiphon* spp. por individuos grandes.

En abril de 2010, la biomasa de *B. seminuda* predominó en todas las estaciones excepto en la E1 donde *N. auris* fue superior. La biomasa de esta última fue disminuyendo a medida que la profundidad aumentó al igual que *B. costata*. Sin embargo, frente a Pisco, se pudo evidenciar la importante contribución de la biomasa de los individuos más pequeños de *B. seminuda* desde la estación más costera (E13) hacia el talud superior (E11) con un incremento significativo en

relación a la profundidad. Se observó también un aporte importante en términos de biomasa de *B. costata* y *V. fragilis* en la plataforma interna frente a Pisco (E13). *B. tenuata*, por su parte, obtuvo su mayor biomasa en la E3 (plataforma media) con valores similares a *B. seminuda* frente a Callao pero con diferencias visibles frente a Pisco.

Durante abril de 2011, en la estación más costera frente a Callao (E2) volvió a dominar la biomasa de los individuos más pequeños de *B. costata* seguido de *N. auris* y *B. seminuda* pero con individuos más grandes. En la E4 (plataforma externa) la biomasa de la fracción menor de *B. seminuda* fue la dominante y la biomasa de *Bathysiphon* spp. estuvo constituida por individuos de mayor tamaño. Frente a Pisco, la biomasa de la fracción de menor tamaño fue más recurrente tanto en *B. costata* y *B. seminuda* en la plataforma interna (E13) y externa (E12) dominando sus respectivas comunidades. Cabe destacar la importante contribución de la fracción mayor de *B. seminuda* como la segunda más dominante en la plataforma interna. Por otro lado, *B. elegantissima*, que fue recurrente en todas las estaciones, destacó por su discreta contribución en biomasa (Fig. 15), en tanto que otras especies como *Bolivina plicata*, *Cancris auriculus*, *Cancris inflatus* o *Fursenkoina* sp. demostraron tener una importante contribución (Tabla 4; A y B).



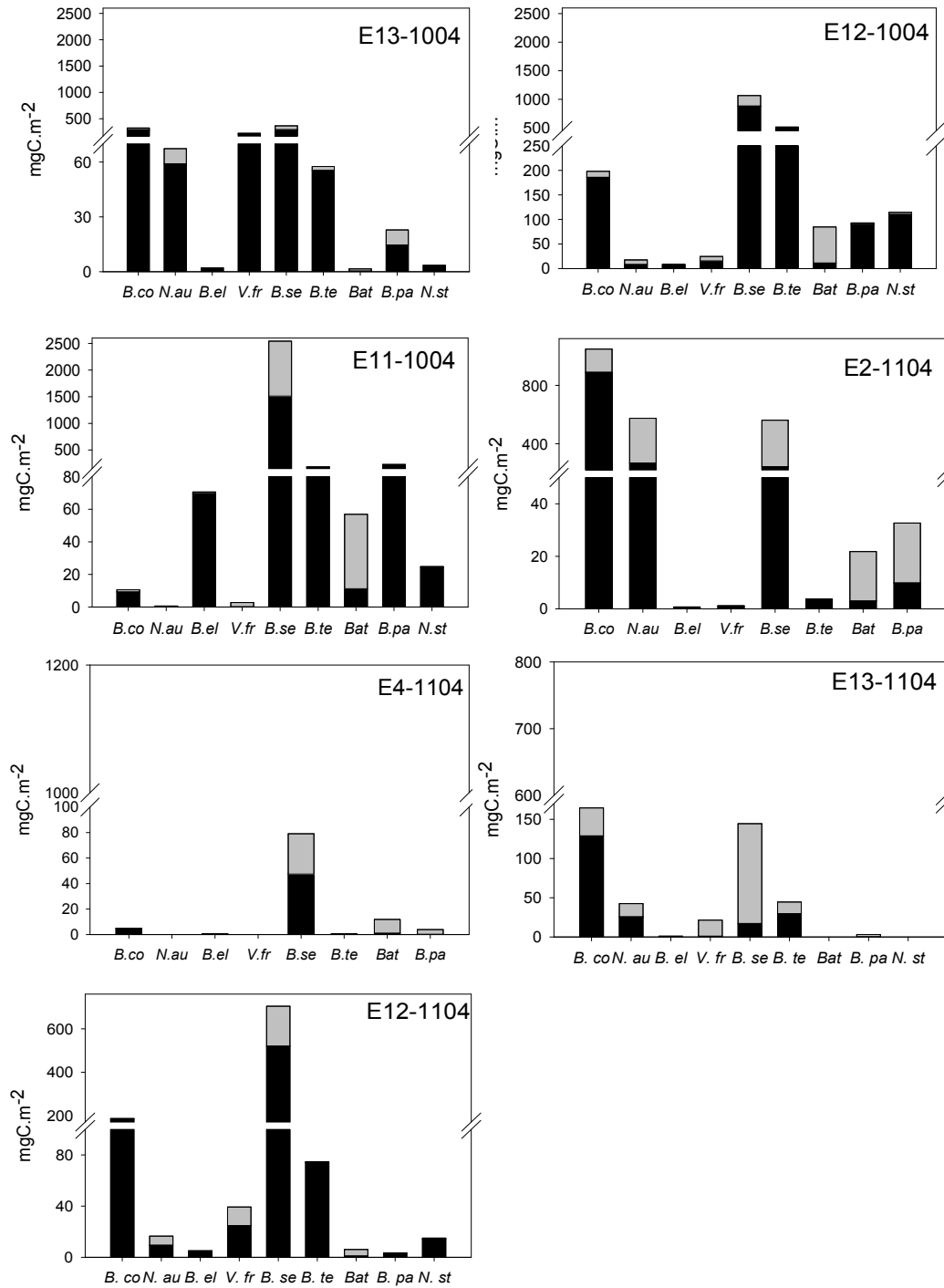


Figura 15. Biomasa expresada en mgC.m⁻² de las especies más recurrentes de los sedimentos del margen continental superior de Perú central. La fracción de menor tamaño (63-150 µm) es mostrada en negro, con excepción del mes de abril de 2010 frente a Callao (>63 µm; líneas atenuadas); y la fracción mayor tamaño (>150 µm) en gris. Las escalas difieren entre periodos. *B.co*: *Bolivina costata*, *N. au*: *Nonionella auris*, *B. el*: *Buliminella elegantissima*, *V. fr*: *Virgulinella fragilis*, *B. se*: *Bolivina seminuda*, *B. te*: *Buliminella tenuata*, *Bat*: *Bathysiphon* spp., *B. pa*: *Bolivina pacifica*, *N. st*: *Nonionella stella*.

Tabla 4. Biomasa (mgC.m⁻²) de las especies de foraminíferos bentónicos: (A) Callao (abril de 2009, 2010 y 2011) y (B) Pisco (abril de 2010 y 2011).

A	2009										2010					2011			
	E1		E2		E3		E4		E5		E1	E2	E3	E4	E5	E2		E4	
	63-150	>150	63-150	>150	63-150	>150	63-150	>150	63-150	>150	>63					63-150	>150	63-150	>150
<i>Bolivina plicata</i>			1.45	5.29	0.32	7.24	0.97	7.33	0.19	5.15						0.04	2.53		
<i>Bolivina</i> sp. 2			4.71	0.00															
<i>Bolivina</i> sp. 4	0.51	0.00	0.78	0.00															
<i>Bolivina</i> cf. <i>Striatula</i>																51.18	55.89	2.96	0.00
<i>Bolivina ordinaria</i>																		0.16	1.24
<i>Bolivina spissa</i>			0.06	0.00															
<i>Buliminella curta</i>			0.48	0.00															
<i>Buliminella subfusiformis</i>			0.15	0.03															
<i>Fursenkoina</i> sp.					9.89	0.00	10.77	0.00	5.901	0.00									
<i>Epistominella</i> sp.	0.46	0.06														15.66	2.89		
<i>Cancris auriculus</i>					0.00	3.83	0.00	4.55	0.000	4.86									
<i>Cancris inflatus</i>					0.00	0.71	0.00	1.00	0.000	1.40									
<i>Nonionella stella</i>	0.35	0.58	0.98	0.22												1.43	0.98		
<i>Cassidulina</i> sp.					0.00	0.00	0.00	1.70	0.000	0.26						2.56	6.58		
Saccaminiidae	0.02	0.00	0.55	0.00															
Trochamminidae																		0.08	0.41
<i>Reophax</i> sp.	0.21	0.13																	
<i>Leptohalysis</i> sp.	0.01	0.00												0.0	0.07			0.25	0.00
? <i>Leptohalysis scottii</i>					1.03	0.13													
<i>Textularia</i> sp.	0.98	0.00																	
? <i>Labrospira</i> sp.																		0.00	0.47
<i>Ammodiscus</i> sp.																		0.01	0.00
Allogromiidae 1	0.73	0.20	0.02	0.04	0.03	0.08	0.00	0.02	0.002	0.04	0.3	0.5	0.73	0.3	0.13	1.93	0.30	0.03	0.05
Allogromiidae 2			0.07	0.00												0.00	0.00	0.03	0.13
Allogromiidae 3																0.00	0.00		
Allogromiidae 4																0.02	0.06	0.00	0.00
Allogromiidae 5	0.00	0.12			0.02	0.08	0.00	0.14	0.002	0.10						0.09	0.97	0.10	1.46

B	2010						2011			
	E13		E12		E11		E13		E12	
	63-150	>150	63-150	>150	63-150	>150	63-150	>150	63-150	>150
<i>Bolivina plicata</i>			7.40	0.00	4.67	15.32	0.00	1.58		
<i>Bolivina cf. striatula</i>			2.82	2.22					0.25	0.00
<i>Bolivina ordinaria</i>					2.57	1.22				
<i>Bolivina</i> sp. 2					27.60	1.18				
<i>Bolivina</i> sp. 7			2.57	0.00	4.19	0.00				
<i>Fursenkoina</i> sp.	0.00	1.04	20.75	0.00					0.28	0.00
<i>Stainforthia</i> sp. 1			7.93	0.00	3.11	1.01				
<i>Stainforthia</i> sp. 2					5.01	0.00				
<i>Suggrunda</i> sp.			1.92	0.00	10.48	0.30			0.12	0.00
<i>Cancris inflatus</i>			0.00	2.35	0.63	9.88				
<i>Cancris auriculus</i>					0.21	5.24				
<i>Pseudoparrella</i> sp.			2.85	0.74	2.76	3.30			0.40	2.21
<i>Epistominella</i> sp.							0.00	0.00	0.10	0.00
<i>Cancris</i> sp.	0.28	0.00	2.03	0.00	0.00	1.25				
<i>Nonion</i> sp.									0.45	0.00
<i>Cassidulina</i> sp.					1.28	12.25	0.06	3.04	0.00	4.86
Saccaminiidae										
Trochamminidae							0.00	0.09	0.13	0.00
<i>Reophax</i> sp.										
<i>Leptohalysis</i> sp.										
? <i>Leptohalysis scottii</i>										
<i>Textularia</i> sp.										
? <i>Labrospira</i> sp.	1.46	0.00			5.79	1.23				
Allogromiidae 1							0.55	0.00	0.01	0.08
Allogromiidae 2							0.00	0.00	0.00	0.08
Allogromiidae 4									0.00	0.03
Allogromiidae 5							0.00	0.01	0.00	0.01

5.1.5. Contribución por individuo

Las especies de mayor biomasa individual ($\mu\text{gC.célula}^{-1}$) durante el período de estudio fueron *N. auris*, *B. seminuda* y la especie aglutinada *Bathysiphon* spp. La biomasa individual de *B. costata* resultó ser muy similar entre Callao y Pisco con valores promedios cercanos a $0.4 \mu\text{gC.célula}^{-1}$. Sin embargo, hacia la plataforma externa, en 2009 y 2011, los individuos de esta especie fueron más grandes traduciéndose en un incremento en su biomasa. A su vez, destacó la marcada reducción de su biomasa individual en abril de 2010 en la E5 (Fig. 16). En relación a *N. auris*, su biomasa individual nunca superó valores de $1.2 \mu\text{gC.célula}^{-1}$ obteniendo sus máximos tamaños durante abril de 2009. En las estaciones más profundas (plataforma externa), en abril de 2010, la biomasa individual fue mucho menor frente a Callao a diferencia de Pisco, contrariamente a lo encontrado en las estaciones más someras (plataforma interna). En el talud superior, la biomasa individual de esta especie decreció considerablemente. En cuanto a *B. seminuda*, su biomasa individual generalmente no sobrepasa la cantidad de $1 \mu\text{gC.célula}^{-1}$ excepto en abril de 2010 para la estación más profunda de la plataforma continental (E2). Precisamente en esta estación, en abril del año anterior, esta especie registró su menor contribución individual. Hacia la plataforma media (E3) y externa (E4, E5) siempre mostró un aumento gradual con la batimetría, no así frente a Pisco en donde presentó tamaños similares y con ligeras variaciones en todo el período (Fig. 16).

En la Tabla 5 se resume la biomasa individual de las especies más importantes del margen continental superior de Perú central con sus máximos y mínimos en cada estación durante el período de estudio. La biomasa individual promedio de *V.*

fragilis, que fue similar a la de *B. pacifica*, alcanzó valores considerables como los obtenidos por *B. seminuda* (Tabla 5). En el caso de *B. costata*, su biomasa individual promedio superó a la de *B. plicata* aunque esta última especie pudo alcanzar tamaños mucho mayores a los que generalmente presentó *B. costata*. Además, la biomasa individual de *B. tenuata* fue ligeramente mayor a la obtenida por *N. stella* siendo esta última más recurrente en los sedimentos de Pisco. Por último, *B. elegantissima* resultó ser la especie con menor biomasa individual con $0.15 \pm 0.03 \mu\text{gC.célula}^{-1}$.

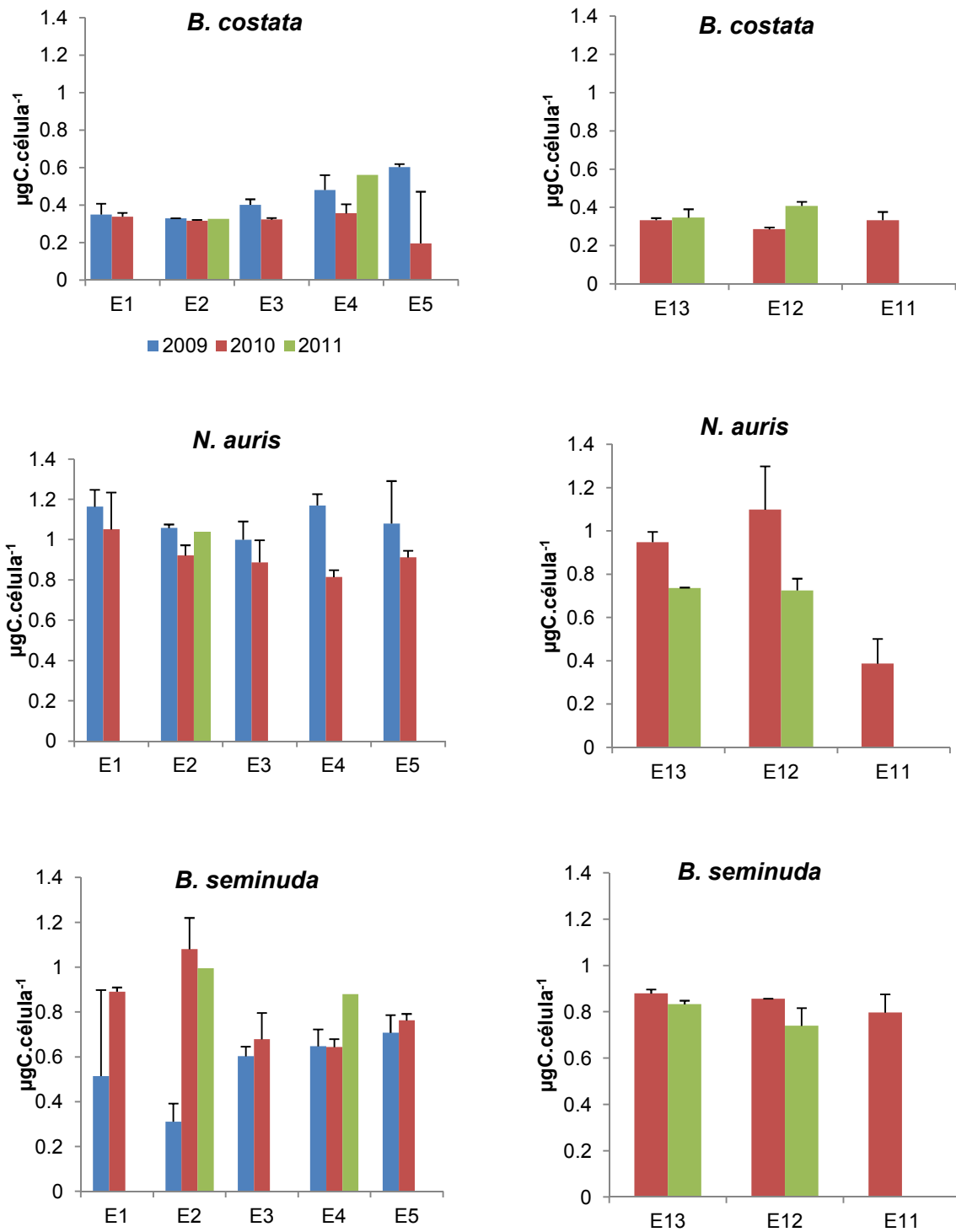


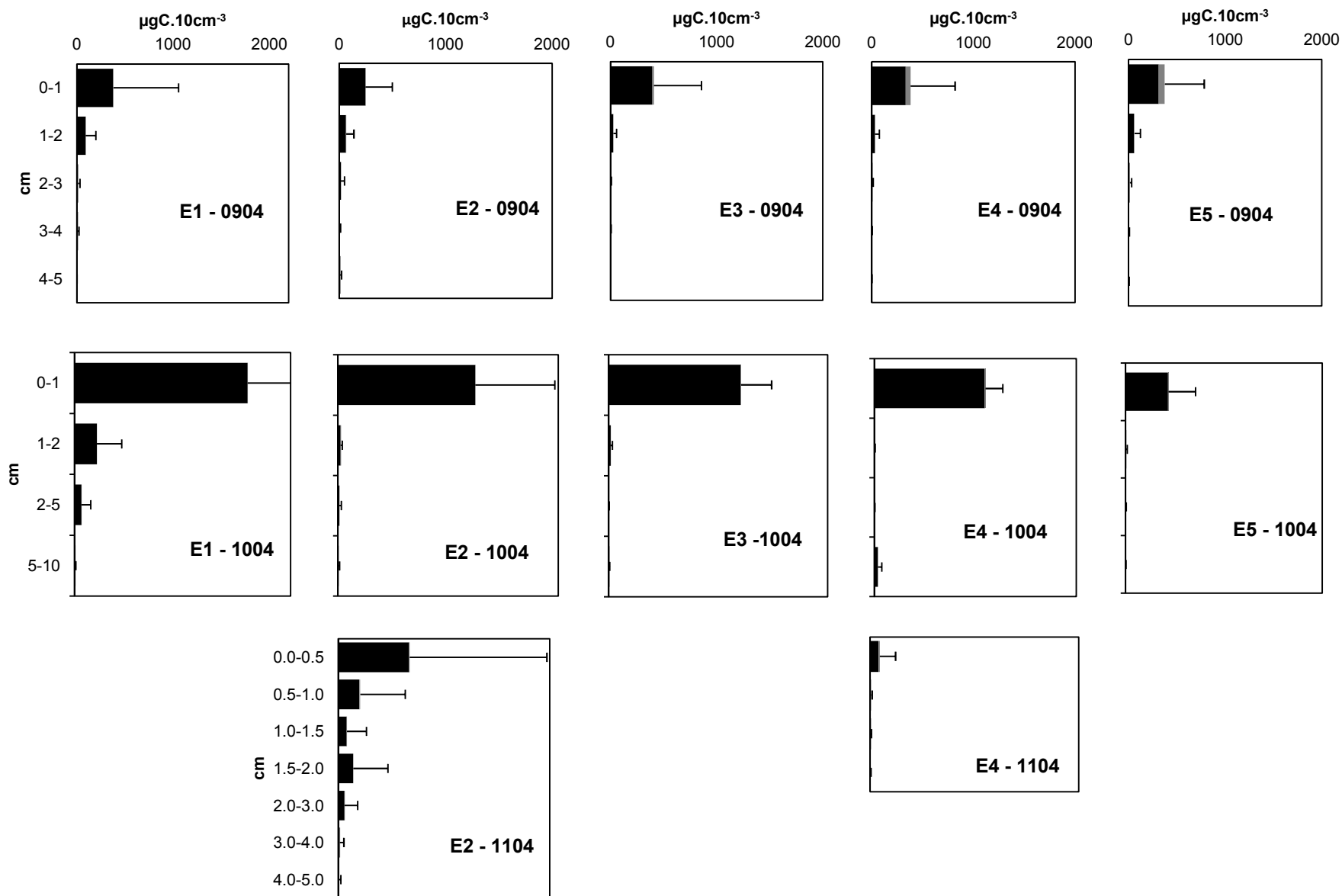
Figura 16. Biomasa individual ($\mu\text{gC.célula}^{-1}$) de *B. costata*, *N. auris* y *B. seminuda* en el margen continental superior de Perú central durante el período de estudio. Las especies mostradas en la columna de la izquierda pertenecen a la transecta frente a Callao mientras que las mostradas en la columna de la derecha pertenecen a la transecta frente a Pisco.

Tabla 5. Biomasa por individuo promedio de las especies más importantes del margen continental superior de Perú central con sus valores máximos y mínimos durante el período de estudio. En paréntesis la estación y el año de registro.

	Biomasa individual (μg)	Biomasa individual (min)	Biomasa individual (max)
<i>B. seminuda</i>	0.75 ± 0.18	0.31 (E2 - 2009)	1.08 (E2 - 2010)
<i>B. costata</i>	0.37 ± 0.1	0.2 (E5 - 2010)	0.6 (E5 - 2009)
<i>B. pacifica</i>	0.43 ± 0.28	0.12 (E4 - 2011)	0.68 (E13 - 2010)
<i>B. tenuata</i>	0.24 ± 0.06	0.09 (E4 - 2011)	0.3 (E13 - 2011)
<i>B. elegantissima</i>	0.15 ± 0.03	0.08 (E3 - 2010)	0.17 (E1 - 2010)
<i>N. auris</i>	0.88 ± 0.3	0.39 (E11 - 2010)	1.17 (E4 - 2009)
<i>N. stella</i>	0.23 ± 0.29	0.19 (E13 - 2011)	0.77 (E12 - 2010)
<i>V. fragilis</i>	0.45 ± 0.35	0.09 (E3 - 2009)	1.09 (E11 - 2010)
<i>Bathysiphon spp.</i>	0.54 ± 0.44	0.15 (E2 - 2010)	1.1 (E12 - 2010)
<i>B. plicata</i>	0.29 ± 0.36	0.18 (E13 - 2011)	0.89 (E2 - 2011)

5.1.6. Distribución espacio-vertical

La biomasa de los foraminíferos se concentró siempre en el centímetro superior del sedimento con evidente dominio de la taxa calcárea (Fig. 17). La biomasa de foraminíferos aglutinados aumentó gradualmente hacia las estaciones de la plataforma externa (Callao y Pisco) y talud superior (Pisco) dentro del centímetro superficial (0 - 1 cm), donde fue mayor. Por otro lado y dada su reducida biomasa en todas las estaciones (sección 5.1.2), los valores de los taxa tectinácea fueron mínimos (Fig. 17) por debajo de $0.01 \mu\text{gC} \cdot 10\text{cm}^{-3}$. Sólo en Callao (E2) durante abril de 2011 se observó una importante biomasa dentro de la columna de sedimento (0-5 cm).



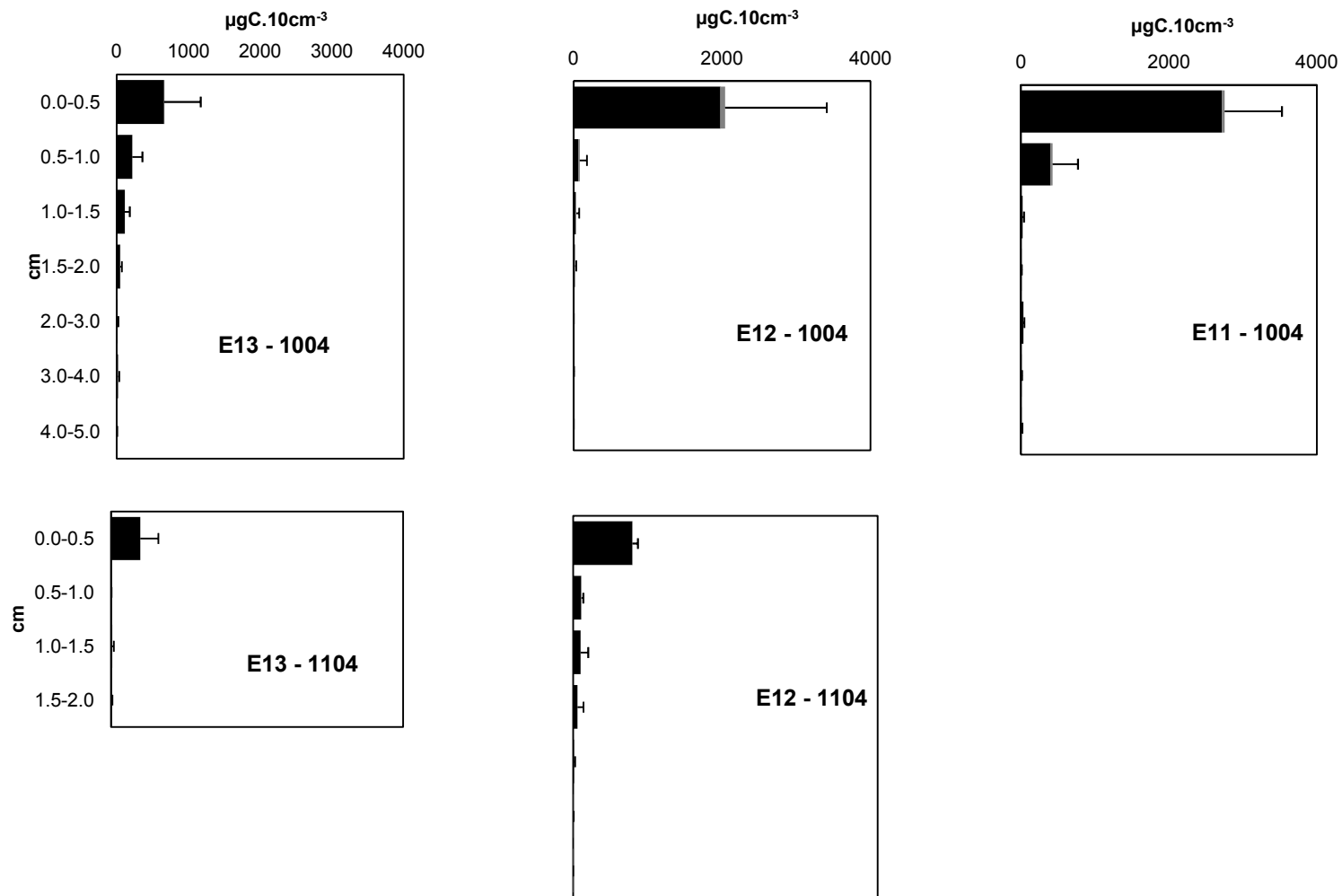


Figura 17. Distribución espacio-vertical ($\mu\text{gC} \cdot 10\text{cm}^{-3}$) de la biomasa de foraminíferos bentónicos en la columna de sedimento de las estaciones frente a Callao y Pisco. Considérese que sólo E2 – 1104 sigue la escala de Pisco (hasta $4000 \mu\text{gC} \cdot 10\text{cm}^{-3}$).

5.2. Composición bioquímica del sedimento

Las concentraciones de carbohidratos (CHO) y proteínas (PRT) totales en los sedimentos del margen continental de Perú central en abril de 2010 se muestran en la Tabla 6, mientras que las distribuciones espacio-verticales de la fracción hidrolizable de las proteínas (PRTh) y carbohidratos (CHOh) para el mismo período se muestran en la Figura 18.

5.2.1. Carbohidratos y proteínas totales

El contenido de PRT total en el primer centímetro de sedimento presentó una disminución con la profundidad en la plataforma continental con una concentración máxima de 8.85 mg.gr^{-1} en la estación E11 y un mínimo de 8.51 mg.gr^{-1} en la estación E12 y un ligero aumento hacia el talud superior (E11) (Tabla 6). La concentración de PRT total en la columna de sedimento la plataforma interna frente a Pisco (E13) fue la única estación que presentó picos irregulares subsuperficiales en su distribución vertical (3–4 y 4–5 cm), incluso con mayores valores en los niveles más profundos (5–10 cm). Hacia las estaciones más profundas (plataforma externa y talud superior), el contenido total de este componente bioquímico fue decreciendo en su distribución vertical conforme la penetración en el sedimento fue mayor. A su vez, concentraciones de PRT más elevados fueron encontrados en el talud superior (E11).

La concentración de CHO total en la plataforma externa (E12) fue el mayor de todas las estaciones registrando un valor de 11.76 mg.g^{-1} . La fracción en esta estación se mantuvo homogénea dentro de los tres primeros centímetros para

disminuir conforme la penetración en el sedimento fue mayor. Por último, el contenido total de CHO en el talud superior (E11) obtuvo sus mayores valores en intervalos profundos (2-3 y 4-5 cm) mostrando una distribución irregular dentro del sedimento.

Tabla 6. Concentración (mg.g^{-1}) de proteínas (PRT) y carbohidratos (CHO) totales en los sedimentos del margen continental de Perú central en abril de 2010. Los datos en formato *negrita* pertenecen a Pérez (2012).

PRT mg.g^{-1}	E1	E2	E3	E4	E5	E11	E12	E13
0-1	8.73	6.19	7.52	11.43	10.98	14.26	8.51	8.85
1-2	8.31	5.79	5.47	8.08	7.94	14.34	9.01	7.62
2-3	7.05	5.99	4.87	8.77	4.69	10.83	9.08	7.21
3-4	6.51	5.77	3.44	7.72	4.36	10.78	9.25	11.33
4-5	6.11	5.06	3.98	6.29	6.46	16.69	7.24	9.66
5-6	4.40	5.76	4.65	4.90	4.49	9.06	11.53	7.42
6-7	4.58	5.33	4.60	6.54	4.72	7.48	7.16	8.71
7-8	4.77	4.40	4.21	6.76	5.42	5.34	4.80	10.07
8-9	6.66	4.88	4.10	6.13	6.13	9.07	8.17	9.79
9-10	5.54	4.53	3.37	3.43	5.53	5.86	5.43	8.96

CHO mg.g^{-1}	E1	E2	E3	E4	E5	E11	E12	E13
0-1	7.38	8.17	7.44	15.18	20.35	4.88	11.76	8.64
1-2	7.11	8.10	6.24	13.73	19.63	7.49	6.27	6.48
2-3	4.62	6.66	4.96	12.52	16.97	10.55	11.69	6.44
3-4	4.86	7.23	4.53	11.22	16.55	9.20	8.95	8.17
4-5	4.99	5.58	4.79	10.85	18.53	10.48	7.25	7.19
5-6	6.09	5.61	6.30	9.86	14.37	5.03	4.87	3.40
6-7	5.17	7.18	5.33	11.82	19.03	8.12	3.64	3.31
7-8	2.05	5.86	5.06	10.23	14.21	6.45	7.19	4.98
8-9	2.48	6.79	5.29	10.89	17.55	10.05	6.87	4.37
9-10	2.96	5.55	5.38	11.39	13.58	10.50	6.97	4.17

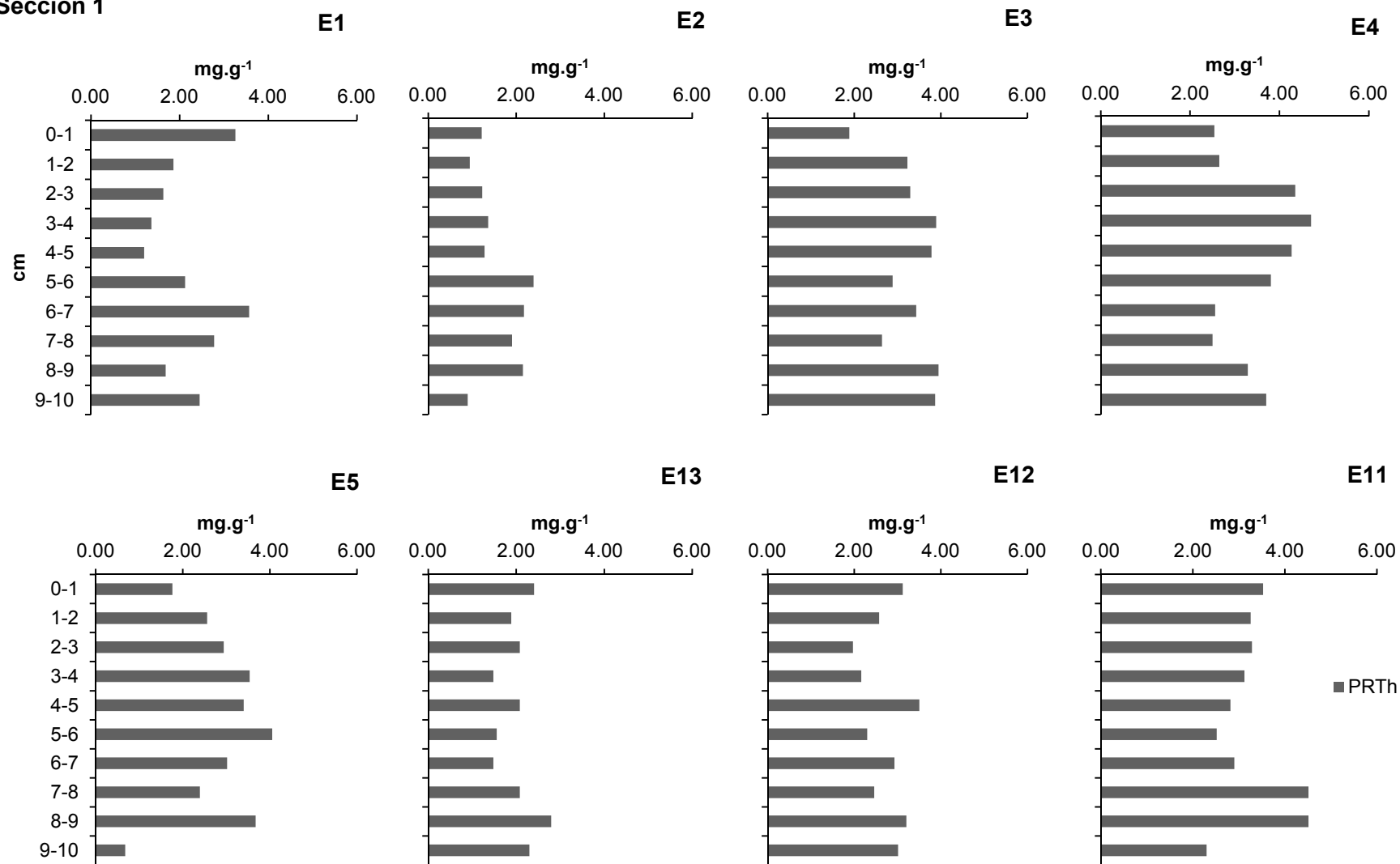
5.2.2. Fracción hidrolizable de las proteínas (PRT_h) y carbohidratos (CHO_h)

En general, la distribución vertical de PRT_h y CHO_h en toda la columna de sedimento (0-10 cm) no fue homogénea presentando picos subsuperficiales hacia los centímetros más profundos (Fig. 19). El contenido de PRT_h en el primer centímetro resultó ser mayor en la primera estación (E1) frente a Callao. Las concentraciones de PRT_h distribuidas verticalmente en toda la columna de sedimento (0-10 cm) de la estación más profunda (E2, 94 m) de la plataforma interna representaron los valores más bajos de toda la transecta (Callao). Por el contrario, las concentraciones de PRT_h en toda la columna de sedimento (0-10 cm) presentaron una mayor preservación desde la estación de la plataforma media (E3) hasta la plataforma externa (E4, E5) (Fig. 18, sección 1). Frente a Pisco, la concentración de PRT_h en el primer centímetro tendió a aumentar ligeramente en la plataforma con respecto a la profundidad y más aún hacia el talud superior (E11, 300 m). Del mismo modo, se evidenció una mayor preservación del material orgánico lábil en esa estación.

La distribución vertical del contenido de CHO_h en la columna de sedimento no superó el valor de 2 mg.g⁻¹ en las estaciones más costeras de Callao y Pisco, con excepción de algunos picos extremos en los niveles más profundos (e.g. 5-6 y 9-10 cm) en Callao (E1, E2, E3). En las estaciones de la plataforma frente a Pisco (E13, E12), la concentración de CHO_h en la columna de sedimento fue más homogénea. Sin embargo, hacia la plataforma externa frente a Callao, dicha distribución evidenció una mayor preservación del contenido lábil con valores superiores a 3 mg.g⁻¹ principalmente en los niveles inferiores (Fig. 18, sección 2). Por otro lado, en la estación del talud superior (E11, 300m), las concentraciones

de CHOH en la columna de sedimento tuvieron un patrón similar de distribución vertical aunque con valores ligeramente superiores. La cantidad de CHOH en el primer centímetro de la columna resultó muy por encima de lo encontrado en la plataforma frente a Pisco, en donde se evidenció una sutil disminución en relación a la profundidad.

Sección 1



Sección 2

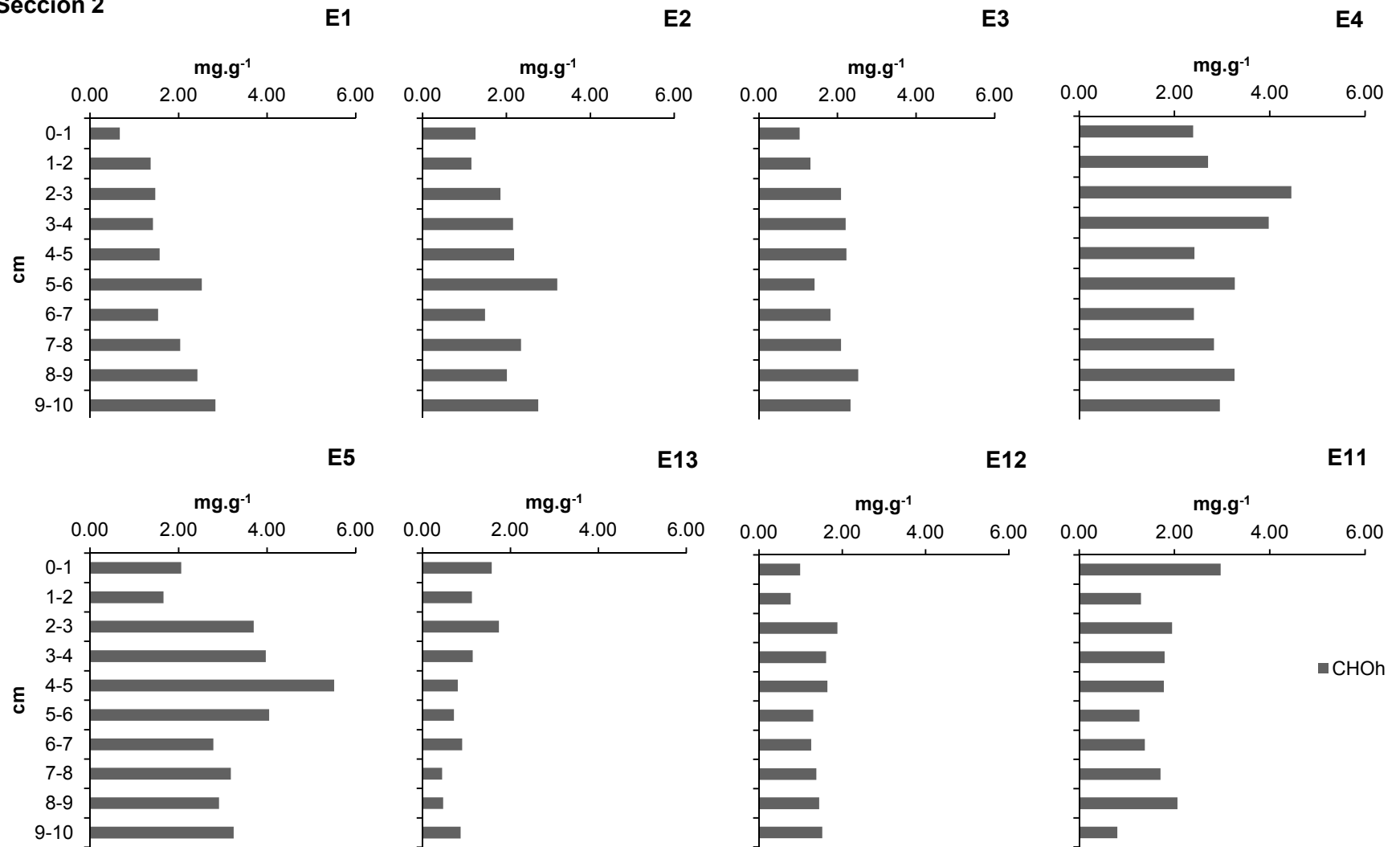


Figura 18. Distribución espacio-vertical (mg.g^{-1}) de la fracción hidrolizable de las proteínas (PRTh) (sección 1) y los carbohidratos (CHOH) (sección 2) en el Margen Continental superior de Perú central.

5.2.3. PRTh:N, CHOh:CT y BactC:CT

La razón PRTh:N presentó un marcado gradiente en disminución con la batimetría con valores mucho más altos en la estación más costera de la plataforma interna frente a Callao (E1, 48 m). Frente a Pisco, el gradiente decreciente fue más discreto y los valores fueron ligeramente menores a las estaciones de la plataforma continental frente a Callao con similar profundidad (E2 ~ E13; E5 ~ E12). Esta tendencia continuó hacia el talud superior (E11, 300 m) (Fig. 19, A). La razón CHOh:CT, por su parte, presentó este mismo patrón disminuyendo hacia las estaciones más profundas de la plataforma continental en ambas zonas. Los valores de CHOh:CT en la plataforma continental frente a Pisco fueron mucho menores comparado a las estaciones de la plataforma continental frente a Callao. Hacia el talud superior, la razón CHOh:CT aumentó hasta una proporción muy superior a la reportada en la plataforma externa (Fig. 19, B).

En abril de 2010, la razón BactC:CT de mayor valor en toda la transecta estuvo en la estación más profunda de la plataforma interna (E2, 98 m) análogo a lo reportado en abril de 2010 para la misma estación. En las estaciones de la plataforma externa, esta razón fue disminuyendo en relación a la profundidad, con un registro más alto en la E4 (143 m) a comparación del período anterior (2009), mientras que en la E5 (175 m), la razón BactC:CT fue ligeramente menor a lo registrado en abril de 2009 (Fig. 20).

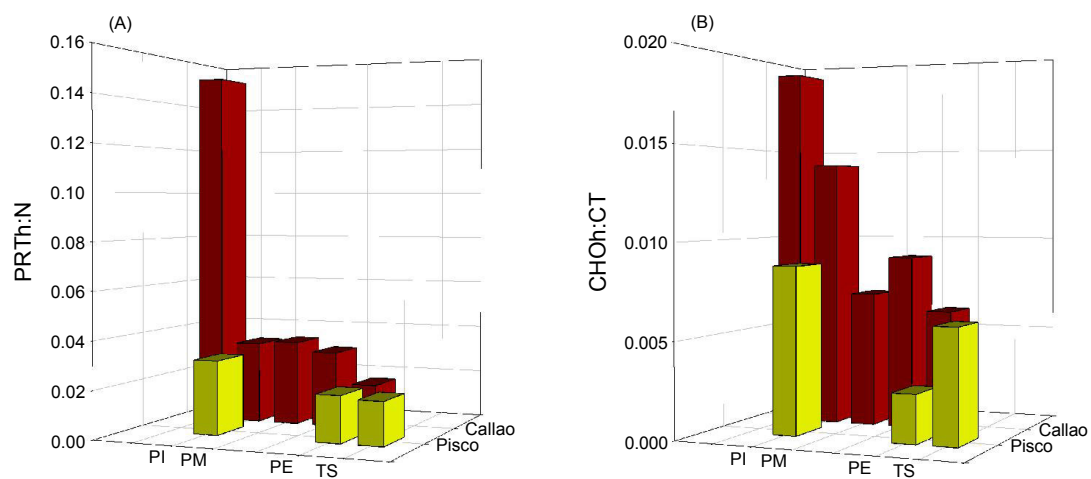


Figura 19. Distribución espacial de la razón $PRTh:N$ (A) y $CHOh:CT$ (B) durante abril de 2010 para el margen continental superior de Perú central. Callao es mostrado en barras amarillas y Pisco en barras granates. Las escalas difieren en ambos casos. PI: Plataforma Interna, PM: Plataforma Media, PE: Plataforma Externa y TS: Talud Superior.

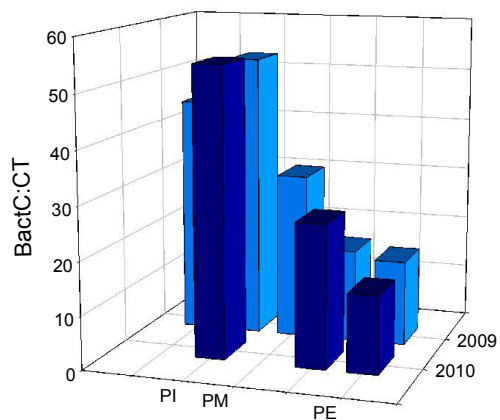


Figura 20. Distribución espacial de la razón $BactC:CT$ en la plataforma continental frente a Callao durante abril de 2009 (barras celestes) y abril de 2010 (barras azules). PI: Plataforma Interna, PM: Plataforma Media y PE: Plataforma Externa.

5.3. Caracterización del gradiente artificial redox y de materia orgánica (MO)

La Figura 21 recreó el reparto espacial de las condiciones geoquímicas mediante un gradiente artificial de óxido-reducción en el sedimento a partir de los inventarios de H_2S en los dos centímetros superficiales, los cuales se ordenaron de acuerdo a un orden redox ascendente, integrando los cambios espacio-temporales. Hacia la plataforma interna (PI) se pudieron identificar estaciones asociadas a mayor concentración de sulfuros (anóxicas) en el sedimento, con máximos valores en los centímetros más profundos, mientras que hacia fuera de la costa, la disminución de estas concentraciones mostraron dos zonas muy bien marcadas (mixta y postoxia). De manera similar, el gradiente de la razón $cl-a:feop$ y los fitopigmentos totales (CPE) estuvo tipificada de acuerdo al orden redox. Para el caso de la razón $cl-a:feop$, la caracterización se mostró homogénea en toda la plataforma. Por otro lado, los fitopigmentos totales (CPE) mostraron mayores concentraciones hacia las estaciones más profundas.

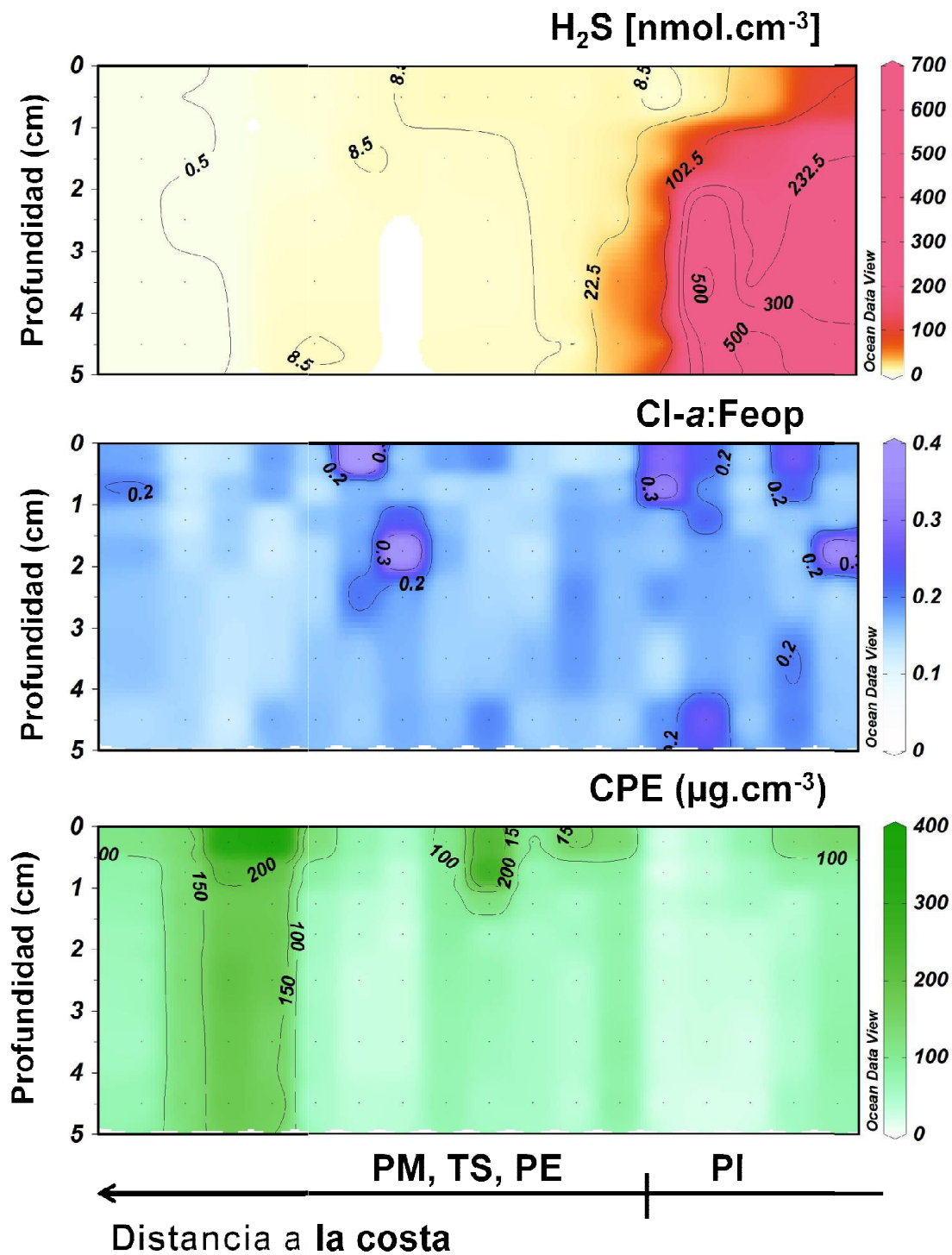


Figura 21. Gradiente artificial de óxido-reducción y disponibilidad de la materia orgánica mostrado mediante secciones verticales de H₂S (nmol.cm⁻³), Cl-a/Feop y CPE (μg.cm⁻³) en los cinco centímetros superficiales de sedimento en todas las estaciones del margen continental frente a Callao y Pisco.

5.4. Análisis estadísticos entre la biomasa de foraminíferos bentónicos en los ambientes sedimentarios frente a Callao y Pisco y los parámetros abióticos

5.4.1. Áreas de estudio y ambientes sedimentarios

Además de obtener un perfil representativo de los indicadores de materia orgánica lábil como la razón $cl-a:feop$ (Fig. 21) y $Bact\ C:CT$ (Fig. 20) en base a los ambientes sedimentarios, se determinó que, efectivamente, existen variaciones significativas entre estos indicadores bajo este criterio, dando lugar a diferencias muy marcadas entre la disponibilidad de materia orgánica muy fresca en la plataforma interna y una materia orgánica más degradada en la plataforma media-externa del margen continental frente a Perú (Tabla 7).

En adición, los valores del TBS no mostraron ser homogéneos en todos los ambientes sedimentarios, esto es, el TBS de la comunidad de foraminíferos bentónicos en los sedimentos de la plataforma interna frente a Callao fue significativamente diferente al TBS de la comunidad de los sedimentos de la plataforma externa de la misma transecta (Callao); y a su vez, al de la comunidad de los sedimentos del talud superior (Tabla 7). Estas diferencias pudieron ser visualizadas cuando se graficó los valores promedios del TBS en cada zonación determinada a partir de la distancia a la costa (Fig. 22).

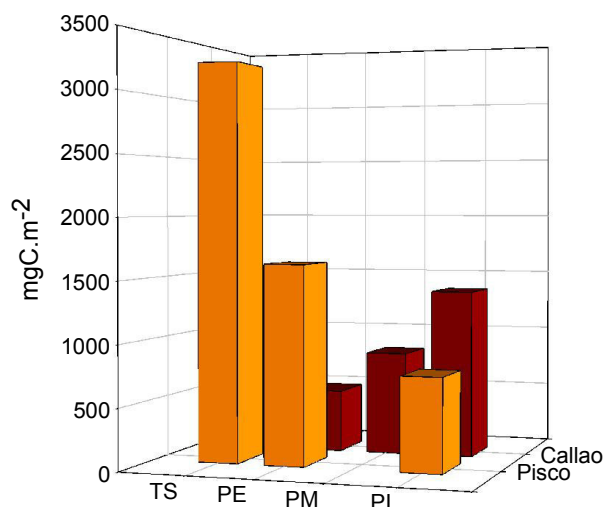


Figura 22. TBS *Total Biomass Stock* (0-5 cm, mgC.m⁻²) promedio en cada ambiente sedimentario respecto a la distancia desde la costa. Plataforma interna (PI), plataforma media (PM) y plataforma externa (PE) y talud superior (TS).

Tabla 7. Pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis (H) y Wilcoxon-Mann-Whitney (W) comparando los valores de calidad (BactC:CT, cla:feop, CHOh:CT y PRTh:N) y concentración (CPE) de la materia orgánica y el TBS para cada uno de los ambientes sedimentarios. Agrupamiento diferenciado mediante Kruskal-Wallis Múltiple Comparaciones con significancia resaltada en negrita. Prueba realizada sin considerar (*) y considerando el talud superior (**). PI = Plataforma interna; PM-E = Plataforma media externa; TS = Talud superior.

	Ambientes Sedimentarios			H/W	p	Múltiples Comparaciones
	PI	PM-E	TS			
cla:feop	0.22	0.15	0.19	10.42	0.005	<u>PM-E</u> <u>TS</u> <u>PI</u>
CHOh:CT	0.0139	0.0061	0.0059	4.06	0.13	
PRTh:N	0.0716	0.0259	0.0178	3.21	0.2	
BactC:CT	50.82	20.01		15	0.036	
CPE	517.49	703.46	537.26	2.61	0.27	
TBS (Callao)	1370.85	601.615		6.17*	0.1*	PM-E <u>PI</u>
TBS (Pisco)	755.843	1619.653	3251.45	11.65**	0.04**	<u>PI</u> <u>PM-E</u> <u>TS</u>
TBS (Áreas de Estudio)				370	0.26	

5.4.2. Correlaciones Spearman entre la biomasa de foraminíferos bentónicos y los parámetros sedimentarios y ambientales

Las correlaciones de Spearman entre los factores ambientales como la profundidad (z), la oxigenación del agua de fondo, los indicadores de materia orgánica sedimentaria en el sedimento superficial (Cl-a, COT, %N, C:N, CPE), la calidad de materia orgánica (Cl-a/Feop, Bact C:CT, CHOh:CT y PRT:h:N) y la concentración de sulfuros ($H_2S_{[0-1]}$, $H_2S_{[0-2]}$, $H_2S_{[0-5]}$), son mostrados en la Tabla 10. Por otro parte, la matriz de las correlaciones de Spearman entre tales factores y la biomasa de foraminíferos bentónicos es presentada en la Tabla 8.

La oxigenación del agua de fondo (OD) no mostró correlaciones significativas con ninguno de los otros factores ambientales registrados durante el período de estudio. La clorofila total (Cl-a) en el sedimento superficial se correlacionó positivamente con el contenido total de lípidos (LIP) aunque en mayor intensidad con los fitopigmentos totales (CPE) (Tabla 8). El carbono orgánico total (COT) mostró una fuerte tendencia a aumentar con la profundidad al igual que el nitrógeno total ($p < 0.01$). Ambos factores estuvieron estrechamente correlacionados entre sí tanto como con la razón C:N. Los fitopigmentos totales (CPE) se correlacionaron significativamente con el COT y la razón C:N ($p < 0.05$). El contenido total de proteínas (PRT) correlacionó negativamente con la concentración de sulfuros en el primer centímetro ($p < 0.05$). Paradójicamente, la fracción hidrolizable de los carbohidratos (CHOh) correlacionó positivamente con la razón C:N ($p < 0.05$).

Tanto la razón Cl-a:Feop como la razón Bact C:CT mostraron una tendencia negativa en relación a la profundidad y a los indicadores de materia orgánica sedimentaria aunque con valores- p más consistentes con la razón Bact C:CT y con coeficientes (ρ) de Spearman variables (Tabla 8). Los otros dos descriptores de la calidad de materia orgánica, las razones PRTh:N y CHOh:CT, también mostraron este patrón inverso más determinante en cuanto a la batimetría ($p < 0.01$) y en menor grado con el COT y N. Asimismo, estos dos últimos descriptores se correlacionaron significativamente ($p < 0.05$).

En relación a las condiciones óxido-reductoras, la concentración de sulfuros en los dos primeros centímetros tuvo una fuerte tendencia inversa vinculada a la profundidad mientras que resultó tener una asociación positiva con la concentración de sulfuros en el primer centímetro ($p < 0.01$). Este patrón se mantuvo con la concentración de sulfuros en la columna de sedimento (0-5 cm), el cual se correlacionó fuertemente con las concentraciones en los primeros centímetros (Tabla 8).

Tabla 8. Correlaciones de Spearman entre los factores ambientales en las estaciones de la transecta frente a Callao y Pisco durante abril del 2009, 2010 y 2011. Las correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.01$) y ($p < 0.05$) se muestran en negrita y sencillo, respectivamente.

	n=17	n=34	n=15	n=15	n=15	n=15	n=34	n=8	n=8	n=8	n=8	n=8	n=8	n=26	n=19
	OD (fondo)	Cl-a	COT	N	C:N	CPE	Cl-a:Feop	Bact C:CT	PRT	CHOh	PRTh	PRTh:N	CHOh:CT	H ₂ S [0-2 cm]	H ₂ S [0-5 cm]
Z			0.78	0.86			-0.51	-0.91				-0.93	-0.88	-0.5	
COT				0.98	0.83	0.56	-0.57	-0.91				-0.71			
N					0.74		-0.8	-0.91				-0.81	-0.71		
C:N						0.57		-0.91		0.8					
LIP		0.7													
CPE		0.8													
PRT															
PRTh:N													0.79		
H ₂ S [0-1 cm]										-0.8				0.871	0.7
H ₂ S [0-2 cm]															0.81

La calidad de materia orgánica, definida por sus principales descriptores (Cl-a/Feop, Bact C:CT, CHOh:CT y PRTh:N), no correlacionó significativamente con la biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos (Tabla 9). No obstante, la biomasa de los taxa aglutinada presentó una correlación negativa significativa con la razón Bact C:CT muy similar a lo registrado con la razón PRTh:N ($p < 0.05$). Por el contrario, este último indicador de calidad de materia orgánica mostró una correlación positiva con la biomasa de los taxa tectinácea ($p < 0.05$).

A nivel específico se encontró el mayor número de asociaciones con la calidad de materia orgánica (Tabla 9). La biomasa de *B. costata* y de *N. auris* se correlacionó positivamente con la razón clorofila-a fitopigmentos (Cl-a/Feop) y con la razón Bact C:CT, mientras que la biomasa de *B. tenuata* estuvo correlacionada negativamente con la razón clorofila-a fitopigmentos (Cl-a/Feop) ($p < 0.05$). Sólo la fracción

hidrolizable de los carbohidratos (CHOH) se correlacionó de forma negativa con la biomasa de *B. costata* ($p < 0.05$). Asimismo, se encontró una fuerte correlación positiva entre la biomasa de *N. auris* y la razón PRTh:N además de la razón CHOH:CT ($p < 0.01$). En el caso de la biomasa de *B. pacifica*, esta fuerte tendencia se invirtió con respecto a la razón PRTh:N ($p < 0.01$) y resultó ser también negativa entre este indicador y los taxa aglutinada ($p < 0.05$). Asimismo, la calidad de materia orgánica tampoco correlacionó significativamente con la biomasa individual de la comunidad; sólo la razón CHOH:CT mostró una tendencia positiva con la biomasa de los taxa calcárea y la de la especie *B. tenuata* a nivel individual ($p < 0.05$).

Se encontró, además, que la biomasa de los taxa tectinácea se correlacionó de forma inversa con la profundidad ($p < 0.05$) siendo más intensa para *B. costata* y *N. auris* ($p < 0.01$). En contraste, la biomasa de *B. tenuata* y *B. elegantissima* siempre mostró una correlación directa con la profundidad ($p < 0.05$) y fue más robusta para *B. pacifica*, *B. seminuda* y *Bathysiphon spp.* ($p < 0.01$). La biomasa individual de los taxa calcárea presentó una fuerte relación con la oxigenación del agua de fondo con un p -value más bajo para los taxa tectinácea y la especie *B. tenuata*.

La clorofila total (Cl-a) en el sedimento superficial se correlacionó negativamente con la biomasa de los taxa tectinácea ($p < 0.05$) aunque esta tendencia fue más robusta con la biomasa *B. costata* y la biomasa individual de *B. seminuda* ($p < 0.01$). Este factor presentó una correlación directa con la biomasa de *B. tenuata*, *B. pacifica* y con la biomasa individual de los taxa aglutinada y tectinácea ($p < 0.05$). El carbono orgánico total (COT) y el nitrógeno total (%N) se correlacionaron

inversamente con la biomasa de los taxa tectinácea y fue más intensa para *B. costata* y *N. auris* ($p < 0.01$) mientras que la biomasa de *B. pacifica* y la biomasa individual de los taxa aglutinados presentaron una tendencia opuesta en relación a estos factores ($p < 0.05$). A su vez, el %N se correlacionó positivamente con la biomasa de *Bathysiphon* spp. con un mismo p -value. La razón C:N tuvo una fuerte correlación negativa con la biomasa de *B. costata* ($p < 0.01$) y con la biomasa individual de *B. seminuda* aunque fue débil con la biomasa de *N. auris* ($p < 0.05$). Esta razón mostró una asociación positiva con la biomasa individual de los taxa tectinácea ($p < 0.05$).

Por otra parte, la biomasa de *B. costata* sólo se asoció negativamente con fitopigmentos totales (CPE) ($p < 0.05$). También se observó que la biomasa de los taxa aglutinada y *B. pacifica* guardó una estrecha relación directa con este indicador, manteniendo esta tendencia con la biomasa individual de esta taxa y de la especie *B. tenuata* ($p < 0.01$). Asimismo, se encontró esta asociación positiva con la biomasa de *B. tenuata* y *Bathysiphon* spp. aunque en menor grado ($p < 0.05$).

También se encontró que el contenido total de carbohidratos (CHO) en los sedimentos del margen continental superior de Perú central mostró una relación directa con la biomasa individual de los taxa aglutinada pero fue inversa con el contenido total de proteínas (PRT) ($p < 0.05$). Este último componente bioquímico se correlacionó positivamente con la biomasa de *V. fragilis* ($p < 0.05$). El contenido total de lípidos (LIP) y la biomasa de *B. pacifica* se correlacionaron positivamente a este mismo p -value (Tabla 9).

Finalmente, se encontró una fuerte respuesta negativa entre la biomasa de los taxa aglutinada, la de la especie calcárea *B. pacifica*, la de *Bathysiphon* spp. incluyendo su biomasa individual y la concentración de sulfuros en toda la columna de sedimento ($p < 0.01$). Esta misma respuesta fue observada con la biomasa de *B. tenuata*. La biomasa total de la comunidad se correlacionó inversamente con la concentración de sulfuros en el sedimento superficial ($p < 0.05$), manteniendo este patrón para la biomasa de la fracción mayor, la de los taxa calcárea y la de *B. elegantissima* (Tabla 9). De forma directa, la concentración de sulfuros en los dos primeros centímetros de sedimento ($H_2S_{[0-2\text{ cm}]}$) se correlacionó fuertemente con la biomasa de *N. auris* ($p < 0.01$). Esta tendencia fue completamente contraria para la biomasa de *B. pacifica* y la biomasa individual de los taxa aglutinada ($p < 0.05$).

Tabla 9. Correlaciones de Spearman entre la biomasa de foraminíferos bentónicos y los factores ambientales durante el período de estudio. Las correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.01$) y ($p < 0.05$) se muestran en negrita y sencillo, respectivamente. En adición, el único valor en coloración roja refiere a un $n=9$ (datos promediados) con $p < 0.05$.

	n=34	n=17	n=34	n=15	n=15	n=15	n=34	n=34	n=5	n=8	n=8	n=8	n=8	n=10	n=8	n=8	n=26	n=26	n=19
	Profundidad	OD (fondo)	Cl-a	COT	N	C:N	CPE	Cl-a:Feop	Bact C:CT	CHO	PRT	CHOh	PRTh	LIP	PRTh:N	CHOh:CT	H ₂ S [0-1 cm]	H ₂ S [0-2 cm]	H ₂ S [0-5 cm]
Biomasa [0-5cm]																	-0.47		
>150																	-0.73		
63-150																			
Calcáreos																	-0.44		
Aglutinados	0.54						0.442		-0.71						-0.8		-0.63	-0.6	-0.63
Tectináceos	-0.43		-0.4	-0.53	-0.56										0.79				
<i>B.costata</i>	-0.52		-0.47	-0.92	-0.87	-0.85	-0.38	0.39	0.81			-0.79							
<i>N.auris</i>	-0.72			-0.76	-0.79	-0.518		0.4	0.71						0.95	0.91		0.53	
<i>V. fragilis</i>											0.8								
<i>B.tenuata</i>	0.43		0.415				0.373	-0.4											-0.59
<i>B.pacifica</i>	0.57		0.357	0.586	0.638		0.522							0.68	-0.87		-0.55	-0.5	-0.85
<i>B.elegantissima</i>	0.41																-0.43	-0.5	-0.64
<i>B. seminuda</i>	0.53																		
<i>Bathysiphon</i> spp.	0.59				0.548		0.413								-0.78		-0.69	-0.7	-0.65
Biomasa individual [0-5 cm]																			
Calcáreos		0.66														0.83			
Aglutinados			0.429	0.608	0.56		0.592			0.74	-0.76							-0.4	-0.58
Tectináceos		0.6	0.339			0.559													
<i>B. seminuda</i>			-0.45			-0.643													
<i>B.tenuata</i>		0.57					0.543									0.76			
<i>Bathysiphon</i> spp.																	-0.57	-0.6	-0.61

5.4.3. Comparaciones Múltiples Kruskal-Wallis entre la biomasa de foraminíferos bentónicos y las condiciones de óxido-reducción en el sedimento

La biomasa total integrada (TBS, 0-5 cm) en el estado redox de anoxia fue significativamente menor que el TBS en el estado redox mixto ($p < 0.1$). Esta variación no fue observada entre los estados redox opuestos de anoxia y postoxia (Tabla 10). Este último patrón también lo presentaron la biomasa promedio de la fracción de mayor tamaño (150 μm) y la biomasa individual promedio de la comunidad, en tanto que la biomasa promedio individual de *V. fragilis* y *B. pacifica* presentó débiles variaciones entre los tres estados redox durante el período de estudio. No obstante, la biomasa promedio de los taxa aglutinada en anoxia mostró una reducción significativa en cuanto a la biomasa promedio presente en postoxia (Tabla 10). Así también, la biomasa individual de esta taxa como la de *Bathysiphon* spp. disminuyó significativamente bajo condiciones muy reductoras (Fig. 23) a diferencia de la biomasa de los calcáreos (incluyendo la biomasa individual de las especies de esta taxa) y la de los tectináceos, la cual no estuvo influenciada por las condiciones de óxido-reducción en el sedimento (Tabla 10).

Tabla 10. Comparación de la biomasa promedio a nivel de comunidad (TBS), por taxa, fracciones de tamaño y a nivel individual en respuesta a las condiciones de óxido-reducción en el sedimento superficial (Pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis). Agrupamiento diferenciado mediante Kruskal-Wallis Múltiples Comparaciones con significancia resaltada en negrita.

	Ax	M	Px	H	p	Múltiples Comparaciones
TBS	865.24	1404.66	1142.22	5.2	0.07	
Calcáreos	797.72	1403.08	1092.54	5.53	0.06	
Aglutinados	4.91	1.33	49.19	20.61	<0.01	<u>M</u> <u>Ax</u> <u>Px</u>
Tectináceos	0.78	0.42	0.48	1.96	0.38	
[>150 μm]	310.39	934.92	411.004	4.59	0.1	
[63 - 150 μm]	636.78	135.37	772.43	3.82	0.2	
Biomasa individual	0.41	0.48	0.4	1.7	0.4	
Calcáreos	0.22	0.48	0.31	5.83	0.054	
Aglutinados	0.11	0.27	0.41	9.36	<0.01	<u>Ax</u> <u>M</u> <u>Px</u>
Tectináceos	0.0009	0.0018	0.0022	3.79	0.15	
<i>B. costata</i>	0.33	0.33	0.44	4.69	0.1	
<i>N. auris</i>	0.94	0.92	0.79	0.49	0.78	
<i>V. fragilis</i>	0.58	0.25	0.49	4.37	0.11	
<i>B. seminuda</i>	0.69	0.83	0.75	2.17	0.34	
<i>B. pacífica</i>	0.37	0.23	0.53	5.39	0.067	
<i>Bathysiphon</i> spp.	0.28	0.37	0.94	13.18	<0.01	<u>Ax</u> <u>M</u> <u>Px</u>

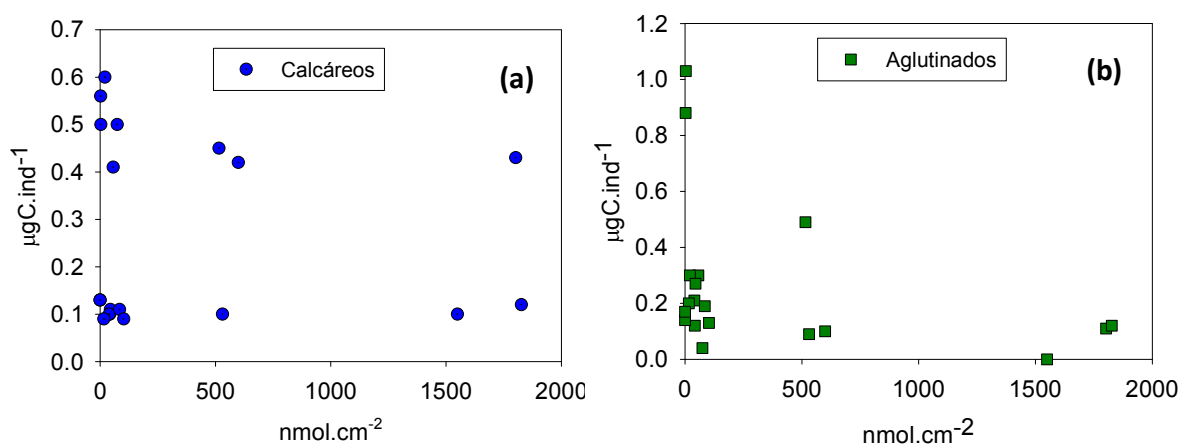


Figura 23. Biomasa individual de los taxa ($\mu\text{gC.ind}^{-1}$) calcárea (a) y aglutinada (b) en respuesta a las concentraciones de sulfuro de hidrógeno H_2S (nmol.cm^{-2}).

6. DISCUSIÓN

6.1. Condiciones oceanográficas

Cardich (2012) representó las secciones verticales de la temperatura, oxígeno disuelto y salinidad a lo ancho de la plataforma frente a Callao y Pisco para el período desde abril del 2009 hasta abril del 2011. Un evento El Niño (EN) moderado producido por la intrusión de las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS), a finales de diciembre de 2009 y durante el primer trimestre de 2010, constituyó el evento más importante durante el período en estudio. Los principales efectos de este evento fueron la profundización de la termoclina y la oxiclina además de variaciones en la salinidad (Gutiérrez *et al.*, 2010; Cardich, 2012) lo cual pudo ser observado hasta principios de abril (post-EN), traducido en las distribuciones de los factores hidrográficos y de la ZMO.

El mes de abril de 2009 (verano/otoño) estuvo caracterizado por una marcada estratificación térmica frente a Callao (Cardich, 2013). El Niño (EN) moderado ocurrido al siguiente año posicionó la isoterma de 15°C por debajo de los 50 m, siendo más profunda (por debajo de los 100 m) en la plataforma interna frente a Pisco. En abril de 2011, esta isoterma se encontró alrededor de los 55 m de profundidad (frente a Callao) y 50 m de profundidad (frente a Pisco). Además, la temperatura en la columna de agua en esa zona presentó condiciones de mayor mezcla con valores más homogéneos.

La salinidad se distribuyó casi homogéneamente en la sección vertical a pesar del núcleo muy superficial de baja salinidad observado en la Bahía de Callao (hasta las 20 mn) y una capa delgada de mayor salinidad (> 35.0) entre los 10 y 30 m de profundidad hacia fuera de la plataforma (Cardich, 2013). En abril de 2010, el cambio notorio de la salinidad frente a Callao fue debido a la intromisión de las ASS. Frente a Pisco, en la superficie de la transecta y en la columna de las estaciones costeras, la salinidad con valores ligeramente superiores (> 35.0) estuvo asociada posiblemente a la condición post-EN observada frente a Callao.

En abril de 2009, el perfil vertical del oxígeno disuelto (OD) sobre la plataforma frente a Callao se caracterizó por una ZMO muy superficial (20 - 50 m de profundidad) con un núcleo en aguas muy profundas. Con excepción de algunos focos de 0.2 mL.L^{-1} en la plataforma, la estación más somera presentó tenores de oxígeno ligeramente más altos debido a su mayor exposición a episodios de oxigenación (Gutiérrez *et al.*, 2008).

La intrusión de las ASS en pleno desarrollo de El Niño (EN) moderado (Gutiérrez *et al.*, 2010) también explicó la profundización de la oxiclina en abril del 2010 hasta los 70 - 80 m de profundidad. En ese período, Cardich (2012) reportó valores de OD superficial de saturación superiores al 100% por fuera de las 30 mn frente a Pisco mientras en la franja costera fueron inferiores a 3 mL.L^{-1} . En general, la distribución de la ZMO durante ese estudio fue relativamente profunda. Para abril del siguiente año, el límite superior de la ZMO se encontró a la misma profundidad que en el período anterior. En ese mismo mes, la ubicación de la iso-oxígena de 0.5 mL.L^{-1} originó que los sedimentos del núcleo de la ZMO fueran cubiertas por aguas micróxicas.

6.2. Patrones de distribución de los principales indicadores de la concentración y calidad de Materia Orgánica (MO)

Es ampliamente conocido que la materia orgánica sedimentaria está compuesta por compuestos lábiles y refractarios y que su distribución en el sedimento está gobernada por procesos químicos y biológicos (asimilación y respiración) que propician una diagénesis temprana lo cual tiene implicancias en la mayoría de ciclos biogeoquímicos.

6.2.1. Carbohidratos y proteínas

El análisis de estos componentes bioquímicos en la columna de sedimento no especifica entre una porción hidrolizable (lábil) y una refractaria, por lo que se consideró como un indicador de cantidad de materia orgánica en el sedimento. La concentración de carbohidratos (CHO) en los sedimentos superficiales del talud superior frente a Pisco (4.88 mg.g^{-1} , 300 m) fueron superadas sólo en la estación de similar profundidad (6.36 mg.g^{-1} , 305 m) frente a Callao en pleno evento EN 97/98 (Neira *et al.* 2001b) siendo mayores a las de zonas más profundas en la transecta de ese estudio. Los resultados obtenidos para la plataforma externa frente a Pisco fueron inferiores a lo reportado en Pérez (2012) para la misma transecta frente a Callao en abril de 2010 aunque fueron superiores a lo registrado para la plataforma interna y media frente a Callao (Tabla 6). Así también, resultaron ser cercanos o ligeramente mayores a los obtenidos por Medernach (2000) para el Golfo de Lion o para la plataforma continental frente a Concepción (hasta 12 mg.g^{-1}) (Sellanes, 2002) y para otras zonas de estudio como el Mar Mediterráneo (Danovaro *et al.*, 1993; Danovaro *et al.*, 1994; Fabiano *et al.*, 1995).

La concentración de proteínas (PRT), por su parte, mostró un gradiente espacial similar al de CHO, en el cual los valores fueron mayores que los resultados encontrados por Pérez (2012) para la plataforma interna y media frente a Callao e inferiores con respecto a la plataforma externa frente a Callao, alcanzando 8.85 y 8.51 mg.g⁻¹ en la plataforma interna y externa frente a Pisco, respectivamente. Si bien hacia el talud superior frente a Pisco, la concentración de PRT se incrementó hasta 14.26 mg.g⁻¹, tal valor es superado considerablemente a lo encontrado por Neira *et al.* (2001b) para una profundidad similar frente a Callao (38,90 mg.g⁻¹, 305 m) durante el evento EN 97/98. Además, estos resultados estuvieron dentro del rango obtenido para la plataforma continental frente a Chile central (4,69 – 15,28 mg.g⁻¹) (Sellanes, 2002).

6.2.2. La fracción hidrolizable y otros indicadores de calidad de la materia orgánica

Un creciente número de estudios han sido dedicados a determinar la materia orgánica en términos de calidad a través de análisis de sus componentes bioquímicos (Fabiano *et al.*, 1995; Pusceddu *et al.*, 1999). En esta tesis, se adoptó el concepto de fracción hidrolizable de la materia orgánica como la porción lábil que en su composición presenta moléculas fácilmente remineralizables como azúcares simples, ácidos grasos y proteínas (Danovaro *et al.*, 1993); contrariamente a la porción refractaria, con complejas estructuras de carbohidratos y de lenta tasa de degradación. La metodología empleada para el análisis de estos componentes biodisponibles en el sedimento permitió obtener una estimación más precisa sobre la fracción hidrolizable para carbohidratos y proteínas. En estudios previos, ya se había intentado tener indicios sobre el material lábil disponible en

los sedimentos, como lo realizado por Neira *et al.* (2001b) usando al carbono orgánico lábil en razón del carbono orgánico total (C-LOM/TOC), o lo hecho por Gremaré *et al.* 2005 con el contenido de aminoácidos totales hidrolizables en razón del contenido de aminoácidos enzimáticamente disponibles (EHAA/THAA), obteniendo resultados similares con un patrón espacial comparable al de la fracción de carbono biopolimérico utilizado por Levin *et al.* (2002) para el talud frente a Callao. No obstante, la fracción predominante en estos sedimentos de mayor profundidad continuó siendo el contenido refractario (Levin *et al.*, 2002; Gutiérrez *et al.*, 2008).

La fracción hidrolizable de proteínas (PRTh) y carbohidratos (CHOH) en la columna de sedimento no mostró el decremento esperado con respecto a la profundidad de penetración (Sellanes, 2002; Gutiérrez, 2000), y más bien exhibió un patrón vertical bastante conservativo (Fig. 18). Dell'Anno *et al.* (2000) señalaba que PRTh y CHOH podía presentar concentraciones con diferentes perfiles verticales: mientras que las concentraciones de PRTh disminuían fuertemente al penetrar en el sedimento, las concentraciones de CHOH evidenciaban un patrón invariable a lo largo de la columna. Este autor, por tanto, destacaba las implicancias sobre la trofodinámica bentónica proponiendo a la fracción hidrolizable de los carbohidratos como la principal fuente de alimento para los organismos en los niveles sub superficiales del sedimento.

La distribución vertical de la fracción hidrolizable de proteínas y carbohidratos también pudo estar influenciada por las condiciones de oxigenación del sistema bentónico, propiciando menor cantidad de fracción hidrolizable en la plataforma interna debido a su aprovechamiento durante los pulsos de actividad aeróbica y,

por el contrario, mayores concentraciones de la fracción hidrolizable en las estaciones de la plataforma externa, producto de la exposición prolongada a la deficiencia de oxígeno (Fig. 18).

La inclusión de la razón de la fracción hidrolizable de proteínas y carbohidratos normalizada por el nitrógeno y por el carbono orgánico, respectivamente, como indicador de la calidad de la materia orgánica, demuestra una tendencia espacial con respecto a una buena fuente nutricional próxima a la costa. Ya que estos valores obtenidos correspondieron a una primera réplica perteneciente a los sedimentos frente a Callao, el análisis de una segunda réplica pendiente permitirá una interpretación más precisa de los resultados.

La razón Cl-a:Feop presentó variaciones significativas entre la plataforma interna y la externa demostrando que una materia orgánica más biodisponible (Tabla 7) se encuentra en las estaciones más costeras asociada a fuertes condiciones anóxicas. En contraste, bajos contenidos de cl-a:feop hacia la plataforma externa demuestran que el fitodetritus que sedimenta en mayores profundidades se encuentra más degradado.

Además, el carbono microbacteriano y carbono total (Bact C:CT) como proxy del contenido de materia orgánica lábil (Cardich *et al.*, 2012), ratificó su condición de indicador de calidad de materia orgánica presentando elevadas razones en los sedimentos superficiales de la plataforma interna, como consecuencia del intenso ciclaje bentónico del carbono en las zonas más someras. Aunque para PRTh y CHOh no se encontraron diferencias significativas como en la razón Cl-a:Feop y

Bact C:CT; todos estos cuatro indicadores de calidad de materia orgánica resultaron tener una relación inversa con la profundidad (Tabla 8).

En general, la variación vertical en la columna de sedimento de las concentraciones totales de CHO, PRT, entre otras, está controlada por procesos de degradación y diagénesis (Gutiérrez, 2000; Sellanes, 2002). Análogamente a lo encontrado por Pérez (2012) para CHO, LIP y PRT, no se observó decrecimientos exponenciales en la concentración de CHO y PRT en la columna de sedimento entendido como una mejor preservación y una baja tasa de descomposición por influencia de la anoxia en el sistema.

Por otro lado, la distribución espacial homogénea de PRT en la plataforma continental frente a Pisco y su elevado valor en el talud superior, puede ser interpretada como materia orgánica (MO) fresca en forma de comprimidos fecales y restos de organismos pelágicos y demersales, producto de la alta productividad del sistema (Chávez y Messié, 2009) que sedimenta con gran rapidez y puede llegar a depositarse a 400-800m de profundidad, sin sufrir degradación total (Danovaro *et al.*, 2000; Lalli y Parsons, 2006). Hacia la plataforma interna, estas partículas son colonizadas primariamente por bacterias, lo que produce la formación de una importante biomasa de microorganismos y una rápida degradación de los contenidos de PRT lábil (Lalli y Parsons, 2006).

Los eventos EN influyen en gran medida sobre la cantidad y calidad de la MO sedimentaria (Neira *et al.*, 2001a) por lo que las diferencias entre la MO encontrada en Callao y Pisco podrían responder al remanente del evento El Niño

2009-2010 que provocó pulsos de oxigenación más intensos frente a Callao que frente a Pisco.

6.3. Contribución de la biomasa de foraminíferos bentónicos en el margen continental frente a Perú central

6.3.1. Variación espacial, temporal y vertical de la biomasa

Los TBS encontrados durante el período de estudio fueron superiores a 100 mgC.m⁻² para todas las estaciones. Los TBS más bajos fueron encontrados frente a Callao (E4, 143 m) con 108.57 ± 60.43 mgC.m⁻² y frente a Pisco (E13, 120m) con 441.39 ± 215.88 mgC.m⁻² correspondientes a TSS (densidad total integrada para 0 – 5 cm) de 3666 ± 250 ind.m⁻² y 12416 ± 2046.73 ind.m⁻², respectivamente, en abril del 2011. Cardich (2012), quién no incluyó estas estaciones en su transecta de estudio, encontró valores por encima de los 8000 ind.m⁻². Estas abundancias se tradujeron en TBS que fluctuaron en un orden de magnitud entre cada período y estación. Estos valores de biomasa superaron el límite de valores de biomasa esperable para foraminíferos bentónicos (1g.m⁻², usualmente <0.5 g.m⁻² Gooday *et al.*, 1992) tal como lo registró Saidova (1971) y Khusid (1974) además de otros estudios (Bernhard, 1992; Linke, 1989).

En cuestión de los taxa, la plena dominancia de los calcáreos en términos de densidad (Phleger y Soutar, 1973; Neira *et al.*, 2001a; Levin *et al.*, 2002; Cardich *et al.*, 2012; Cardich, 2012, 2013) también se hizo evidente en la biomasa. Este patrón puede acentuarse hacia el núcleo de la ZMO (Gooday *et al.*, 2000). En el caso de los aglutinados, su biomasa tiende a aumentar gradualmente hacia el

quiebre de la plataforma continental (E5, 175m) en donde gran parte de los individuos mayores a 150 micras otorgan una importante contribución a la biomasa siendo más trascendentales en las zonas batiales y abisales donde el drástico cambio de la comunidad con predominio de esta taxa y magnificado por individuos con enormes tamaños pueden lograr una biomasa muy superior. Por el contrario, la contribución mínima de los taxa tectinácea en transferencia de biomasa, puede estar vinculada con una parte más activa en el reciclaje anaeróbico de la materia orgánica.

Hacia el invierno del 2009, la densidad total integrada ($0 - 5 \text{ cm}$; $\text{ind.}50 \text{ cm}^{-2}$) de los foraminíferos bentónicos (TSS) en la plataforma continental frente a Callao no varió significativamente respecto al verano de ese mismo año (Cardich, 2012), incrementándose apenas en las estaciones de la plataforma interna y en la estación cercana al quiebre de la plataforma (E5, 175m), sugiriendo valores similares en biomasa. Sin embargo, la presencia de individuos más grandes (fracción mayor) durante ese período en la plataforma interna podría haber resultado en una mayor biomasa. Considerando el patrón invariable estacionalmente de la biomasa durante este período, es probable que los valores encontrados para el 2010, los cuales duplicaron al período anterior, se hubiesen presentado en el invierno y primavera. Ya para el otoño del siguiente año, la biomasa obtuvo su pico máximo de todo el período en la estación más profunda de la plataforma interna (E2), debido a una mayor sedimentación de material muy fresco a diferencia de otras temporadas.

Esta inferencia sobre la abundancia y la biomasa en estos organismos tiene sustento, si se considera que la fracción más fina ($63 - 150 \mu\text{m}$), amplia dominante

en este tipo de ambientes sedimentarios (principalmente frente a Pisco), perfila estimaciones que engloban la biomasa de toda la comunidad. Este mismo criterio no aplica hacia las zonas más profundas en donde si bien la fracción más fina puede mantener altas densidades, la presencia de individuos de gran tamaño (macrofaunales) en la fracción mayor puede sobreestimar la biomasa en aquellos ambientes (e.g. Kurjeweit *et al.*, 2000). Entonces, se puede rescatar que un alto número de individuos pequeños en una muestra no necesariamente representa la densidad poblacional, ni tampoco el valor esperado de la biomasa (Altenbach y Struck, 2001).

La biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos frente a Pisco constituye el primer registro sobre la contribución de estos organismos en una zona sujeta a una gran productividad. La tendencia vertical de la biomasa de la comunidad en los sedimentos es mayor en los niveles superficiales (2 cm) y luego decrece drásticamente con el incremento de la profundidad en la columna, como ocurre con la abundancia (Cardich 2012; 2013). Gooday *et al.* (2009) encontraron que gran parte de la biomasa de la comunidad se concentraba dentro del primer centímetro. Este patrón se sustenta por las elevadas densidades que pueden suscitarse en la interfase sedimento-agua típico de zonas enriquecidas orgánicamente (Bernhard *et al.*, 1986; Shepherd *et al.*, 2007). Es esperable, entonces que la abundancia pueda mostrar una relación lineal similar en los primeros centímetros (e.g. 1 cm), con una pendiente muy significativa.

De acuerdo a los ambientes sedimentarios establecidos en Cardich (2012), la biomasa comunitaria de foraminíferos bentónicos presentó patrones espaciales contrarios en Callao y Pisco (Fig. 20). Frente a Callao, la plataforma interna puede

estar recibiendo mayor aporte de material terrígeno (materia orgánica de origen antrópogénico) aunado a los eventos de surgencia que magnifican la sedimentación hacia el fondo produciendo más alimento disponible para la comunidad. Los sedimentos más profundos (talud continental) de Pisco podrían estar vinculados a una mayor producción exportada y fitodretitus, aún cuando el núcleo frente a Callao evidencia una productividad ligeramente más elevada (Gutiérrez *et al.*, 2009). Altenbach y Struck (2001) mostraron que la relación entre el flujo de fitodetritus y la biomasa de los foraminíferos bentónicos es más evidente en el océano abierto que en la plataforma continental, donde la profundidad de la columna de agua es superior a 300 m, dada la presencia de un mayor número de fuentes de MOP, tanto resuspensión terrígeno o antropogénico del MOP sedimentado en el fondo por procesos físicos locales.

En varias investigaciones se ha intentado aproximar la biomasa individual de estos organismos (Widbom, 1984; Gerlach *et al.*, 1985; Altenbach, 1992, Thomsen y Altenbach, 1993; Nomaki *et al.*, 2007). De todos ellos, en Gerlach *et al.* (1985) estimaron una biomasa individual promedio de 0.07 μgC para una comunidad de foraminíferos bentónicos en la bahía Kiel, comparable a los valores mínimos de biomasa individual obtenidos para *B. tenuata*, *B. elegantissima* y *V. fragilis*. Tal estimación resultó en una biomasa comunitaria de 4040 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}$, muy por encima de lo registrado en esta tesis.

La respuesta a la disponibilidad del alimento suele estar dada por el incremento de la biomasa individual y la reproducción (e.g. Altenbach, 1992). Linke (1992) encontró que células individuales algunas veces mostraban valores extremadamente altos de ATP, reflejando una respuesta individual fisiológica al

suministro de alimento. En un sentido amplio, la biomasa individual (mediciones de la longitud de la testa) debería revelar períodos de crecimiento y reproducción pero este patrón no siempre se presenta ya que la reproducción parece ser continua (Murray y Alve, 2000). Puede ocurrir a diferentes estados de madurez (reproducción a varios diámetros de testas, Haake, 1967 en Murray y Alve, 2000), e inevitablemente habría variación en el crecimiento de individuos lo que causaría un solapamiento en los grupos de edades. La presencia de individuos juveniles (63–150 μm) durante el período de estudio sugiere que la reproducción sigue este patrón continuo en vez de uno estacional, aún cuando el alimento sea escaso.

La variación de tamaños individuales (biomasa) puede ser atribuida a una mayor tasa de doblaje en *B. tenuata* y *B. elegantissima* e incluso *B. costata*, a diferencia de *N. auris* que puede adquirir individuos adultos con tamaños superiores y reproducirse en intervalos de tiempo más prolongados. En las demás especies en las que la biomasa individual es muy variable, es probable que sus ciclos de vida se hayan adaptado a completarse en sincronía a los eventos de extrema deficiencia de oxígeno en el sedimento. Por otro lado, distintos estados nutricionales de un individuo puede guiar a cambios sustanciales en los valores de la biomasa individual (Altenbach y Struck, 2001). Debido al incremento exponencial de la biomasa durante la ontogenia, un espécimen con una longitud de testa representativa para la media de una población, no representa la biomasa promedio individual de la población. La biomasa promedio de una especie puede ser definida para un rango de tamaño solamente integrando la curva de crecimiento alométrica de la especie en particular (Altenbach, 1992).

6.3.2. Comparación con otros ambientes sedimentarios

Al compilar la información disponible sobre biomasa de foraminíferos registrada en varias regiones del mundo, Altenbach y Struck (2001) obtuvieron una cobertura de valores de más de 5 órdenes de magnitud (0.01 mg hasta $>4\text{gC.m}^{-2}$). La biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos (TBS) en los sedimentos del margen continental de Perú central fluctuó entre $\sim 100 - \sim 3000 \text{ mgC.m}^{-2}$ durante el período de estudio. Dichos valores se encontraron dentro del rango ($\sim 350 - \sim 2100 \text{ mgC.m}^{-2}$) reportado para la plataforma y talud continental del Pacífico Sur-oriental en estudios previos (Saidova, 1971; Khusid, 1974), los que incluyeron una transecta frente a Callao. Además, fueron comparables y hasta mucho menores que los encontrados para el Atlántico Sur-occidental ($> 1000 \text{ mgC.m}^{-2}$; Marques, 2012). Asimismo, resultaron ser mayores en comparación a registros en el Mar de Arabia ($11 - 419 \text{ mgC.m}^{-2}$, Kurbjeweit *et al.*, 2000) y muy por encima de las altas biomásas asociadas a chimeneas de hidrocarburos encontradas en el Golfo de México, aunque superó a la biomasa de la meiofauna metazoaria en hasta tres estaciones (Bernhard *et al.*, 2008).

Las altas densidades registradas en Cardich (2012) comparables con zonas de deficiencia de oxígeno (Pérez *et al.*, 2002; Høgslund *et al.*, 2008; Mallon *et al.*, 2012), superiores a otras ZMO (Schumacher *et al.*, 2007) y más bajas a profundidades batiales, como en la Cuenca de Santa Bárbara (Bernhard *et al.*, 1997) sugieren valores de biomasa aproximados para estas regiones conociendo que la fracción más fina es la que domina en estas zonas.

6.4. Factores geoquímicos claves que controlan la biomasa de foraminíferos bentónicos en el área de estudio

6.4.1. La calidad y cantidad de materia orgánica

Existe considerable evidencia que el alimento (contenido de carbono) es el principal factor que conduce la dinámica poblacional en los foraminíferos bentónicos (Altenbach 1992; Rathburn y Corliss, 1994; Mackensen *et al.*, 1995; Murray y Alve, 2000) debido a que poseen una rápida respuesta a los pulsos de materia orgánica conjuntamente con las bacterias produciendo cambios en su biomasa y densidad (Goody, 2002). Del mismo modo, la disponibilidad del alimento controla la diversidad y la estructura de la comunidad de foraminíferos (e.g. Altenbach y Struck, 2001). La rápida tasa de recambio que ha sido observada en ciertas especies les permite tomar ventaja de repentinos eventos de sedimentación. Este estado de prontitud, sin embargo, es mantenido metabolizando su propio protoplasma en tiempos de inanición postulado a partir de las altas fluctuaciones en el metabolismo energético (ATP) de los foraminíferos (Linke, 1992). Estas estrategias de supervivencia han sido propuestas para especies con respuesta a flujos estacionales de materia orgánica.

Muchas de las observaciones realizadas por estudios previos concuerdan que la estructura comunitaria de los foraminíferos bentónicos se ciñe íntimamente al modelo TROX planteado por Jorissen *et al.* (1995). Los resultados de esta tesis definen que la biomasa de foraminíferos bentónicos en el margen continental de Perú central no responde a la calidad de materia orgánica a nivel comunidad, en acuerdo con varios autores que asumen que las especies en particular presentan

requerimientos específicos de acuerdo a la cantidad y calidad del suministro orgánico (Rathburn y Corliss, 1994; Altenbach *et al.*, 1999; Fontanier *et al.*, 2002; Chatelet *et al.*, 2009; Mojtahid *et al.*, 2010). La selectividad de los foraminíferos por el alimento en base a diferentes componentes en el material orgánico depositado en los sedimentos ya ha sido demostrado en Suhr *et al.* (2003). Van der Zwaan *et al.* (1999), por su parte, habían planteado una evidente competencia entre las especies por la mayor calidad de partículas de alimento determinante para los diferentes microhábitats. La materia orgánica metabolizable controla así también el consumo de oxígeno en el sedimento y la posición de los frentes redox sucesivos, lo que determina la distribución de los foraminíferos en el sedimento (Fontanier *et al.*, 2002).

Dentro de esta materia orgánica metabolizable, la razón Cl-a:feop constituye el principal factor que determina la distribución y microhábitats de las especies de foraminíferos en los sedimentos marinos (e.g. cañones submarinos frente a Portugal; Contreras, 2010). En ese estudio se encontró una fuerte correlación inversa entre esta razón y la profundidad (Tabla 7) tal como resultó también en Cardich *et al.* (2012) para la plataforma continental frente a Callao.

Caralp (1989a), empleando CPE (fitopigmentos totales) como indicador de cantidad de materia orgánica, demostró que no sólo la cantidad de alimento sino también la calidad del fitodetritus, son importantes para especies como *Bulimina exilis* en los sedimentos frente al noroeste de África. Del mismo modo, Kurbjeweit *et al.* (2000) concluyeron que estos indicadores constituían un buen indicador de disponibilidad de materia orgánica. Koho *et al.* (2008) mostraron que los fitopigmentos son más importantes en la determinación de la disponibilidad del

alimento para las comunidades de foraminíferos bentónicos, que el contenido de carbono orgánico para el cañón Lisbon-Setúbal.

Por otro lado, estos autores indicaron que los calcáreos requieren de pulsos de MO más fresca que lo aglutinados. Esta generalización no fue comprobada en esta tesis al no encontrarse correlaciones entre los distintos indicadores de materia orgánica y la biomasa de los taxa calcárea. Es más, en ese trabajo se encontró una mejor correlación del contenido de fitodetritus (CPE) con la abundancia de calcáreos a diferencia de los aglutinados. Por el contrario, la fuerte correlación entre la biomasa de los aglutinados y los CPE, además de su relación inversa con indicadores de calidad de materia orgánica (Bact C:CT, PRTh:N) encontrada en esta tesis sugiere que esta taxa requiere de grandes cantidades de MO refractaria.

En el caso de los taxa tectinácea (alogrómidos), su distribución y discreta biomasa parece estar sujeta a una MO más fresca por su asociación con la razón PRTh:N del cual pueden aprovechar para la formación y estructuración de su testa, justamente de origen proteico. Esto se encuentra en oposición a Gooday (2002), quién indicaba que estos organismos parecen responder menos a los flujos de MO fresca que los calcáreos. Asimismo, su discreta biomasa y su plasticidad anaeróbica facultativa para penetrar en el sedimento (Bernhard *et al.*, 2006) plantean constituir reservorios de nitrato para las zonas más costeras.

A nivel específico, las relaciones significativas entre la biomasa de *B. costata* y *N. auris* y las razones Cl-a:Feop y Bact C:CT, brindan mayor evidencia de la explicación a su preferencia en el microhábitat de la plataforma interna. No obstante, la asociación inversa de la biomasa de *B. costata* con la parte

hidrolizable de los carbohidratos (CHO_h) sugiere que el valor nutricional no lo obtiene de un alimento de origen fitoplanctónico sino probablemente de los parches bacterianos, sabiendo que la remineralización de la MO en los sedimentos marinos es atribuida principalmente a las bacterias (Turley *et al.*, 2000), a pesar que los carbohidratos originados en zonas de alta productividad pueden estar constituidos por formas más simples y digeribles (Grémare *et al.* 2005). Este puede ser un caso particular de pastoreo y consecuente reducción de las densidades bacterianas sugerido por van der Zwaan *et al.* (1999) quién postulaba que el alimento bacteriano o el alimento mediado por bacterias atrae a los foraminíferos bentónicos. La posible interpretación, entonces, para la falta de relaciones significativas entre la abundancia de foraminíferos bentónicos y la densidad bacteriana en el sedimento de la Bahía de San Francisco del Sur encontrada por Lesen (2005), puede deberse a una especie de foraminífero bentónico de esa comunidad que esté realizando tal función. En general, podría pensarse que especies con microhábitats en ambientes eutróficos, adoptan una estrategia de vida más oportunista (De Rijk *et al.*, 2000). Contrariamente, *B. costata* y *N. auris* demuestran ser características de zonas de masiva sedimentación.

N. auris fue la única especie cuya biomasa indica una fuerte respuesta a las razones de CHO_h:CT y PRTh:N evidenciando requerimientos de MO muy fresca con distinto origen (fitoplanctónico y/o bacteriano). Resulta llamativa la asociación de la biomasa de *V. fragilis* con el contenido de proteínas totales (PRT) proponiendo un alimento en base a una materia orgánica remineralizada.

Por otro lado, las relaciones significativas entre la biomasa de *B. tenuata* y *B. pacifica* y una materia más refractaria explican su distribución hacia zonas más profundas (plataforma externa) aunque para ambas especies la cantidad de alimento es esencial para su crecimiento y reproducción dada su fuerte relación con los CPE. En el caso de *B. tenuata*, su biomasa responde mejor a flujos de materia orgánica procedente de los eventos de surgencia denotado por su relación con la CI-a. *B. pacifica*, más bien, parece tener un espectro más amplio en requerimientos al sacar provecho de algún *pool* lábil de tipo proteico y/o lipídico que se concentre en tales sedimentos. Aún no es clara la fuente nutricional de especies como *B. seminuda* y *B. elegantissima* sin respuesta a la cantidad y calidad de materia orgánica aunque la biomasa individual de la primera sugiere una estrategia de alimentación en base a una MO muy lábil, la cual apenas sedimenta propicia la colonización de esta especie. Así también, estas especies puedan estar mostrando una estrategia de vida de mayor eficiencia en la utilización de los escasos recursos disponibles hacia las profundidades mayores.

Indudablemente, la biomasa de *Bathysiphon* spp. muestra su preferencia por MO más refractaria y a su vez una mayor demanda de este tipo de MO, que es propuesto como una especie k-especialista (Kurbjeweit *et al.*, 2000). Esta especie, que ha sido encontrada en la ZMO del Mar de Arabia (Gooday *et al.*, 2000), también ha sido reportada en sedimentos asociados a escasa MO (Gooday *et al.*, 1992; Koho *et al.*, 2007), siendo su principal limitante la perturbación en el sedimento. Aunque la biomasa de especies como *Leptohalysis* sp. fue menor espacial y temporalmente, su presencia oportunista responde a eventos de materia orgánica muy fresca de la que sacan beneficio; pero las extremas concentraciones de sulfuros condicionan su crecimiento y supervivencia en las zonas más someras.

También ha sido planteado que el incremento de la abundancia relativa de las especies aglutinadas en relación a las calcáreas es resultado de un reducido aporte de materia orgánica fresca, lo cual supone que los foraminíferos aglutinados poseen una dieta variada y son capaces de proliferar a costa de fitodetritus orgánico fresco y degradado (Alve, 2010).

Finalmente, la importancia del alimento erige como el principal factor geoquímico para los foraminíferos bentónicos si se considera el espectro individual. Bradshaw (1961) encontró que bajo condiciones controladas individuos de *Ammonia beccarii tepida* del mismo tiempo alcanzaban tamaños mucho más grandes cuando el alimento era abundante. Estas mismas observaciones fueron reportadas por Murray (1983) y Caralp (1989b). No obstante, es necesario realizar más estudios para conocer la variabilidad de la biomasa individual en una escala temporal mayor frente a Perú central.

6.4.2. Las condiciones reductoras en el sistema bentónico

La introducción de materia orgánica fresca al sedimento gatilla un agotamiento del oxígeno por la respiración y por la reoxidación de metabolitos generando que sea oxidada por vías anaeróbicas (Hansen y Blackburn, 1992), por lo que la capa anóxica y/o la capa de discontinuidad redox ascienden a la interfaz agua-sedimento. Hacia niveles más profundos en la columna de sedimento, la disminución de los valores de nitrato (NO_3^-) vía procesos de desnitrificación, y a su vez, los máximos valores de nitrato+nitrito en los niveles más próximos a la superficie, sugiere una co-ocurrencia de las vías de degradación de la materia orgánica aeróbica y anaeróbica inmediatamente después del sedimento superficial

(Langezaal *et al.*, 2006). Este solapamiento en las zonas redox es producido durante un mayor flujo de materia orgánica. En adición y con respecto a lo último, Koho *et al.* (2008) encontraron relaciones inversas entre los indicadores de disponibilidad de materia orgánica (cl-a, CPE y cl-a:feop) y las condiciones reductoras en el sedimento para el Cañón de Lisboa.

Algunos estudios han postulado que la selección del microhábitat en estos organismos es influenciada por los patrones redox en acople a los procesos bacterianos (Jorissen *et al.*, 1998; van der Zwaan *et al.*, 1999; Fontanier *et al.*, 2002). En contraste, Fontanier *et al.* (2003) sugirieron que la migración y el comportamiento reproductivo de los foraminíferos en bahía Biscay no dependían de los gradientes redox sino más bien era gatillada por cambios en las condiciones tróficas (i.e. la presencia de *pools* bacterianos; la cantidad y la calidad de remanentes orgánicos).

Frente a Perú central, Cardich (2012) determinó que la variación espacial de la diversidad y la distribución vertical de los foraminíferos bentónicos están gobernadas por la materia orgánica lábil y las condiciones de óxido-reducción en el sedimento superficial. En ese estudio, dos estados redox opuestos (anoxia y postoxia) fueron considerados de acuerdo a las concentraciones de H₂S en los dos centímetros superficiales de sedimento además de un estado mixto entendido como un restablecimiento de las condiciones geoquímicas en el sistema bentónico.

Bajo estos escenarios, se planteó que en condiciones anóxicas, la contribución en biomasa de la comunidad era limitada debido a la presencia de individuos de pequeño tamaño. La extrema deficiencia de oxígeno en ambientes ricos en

materia orgánica provoca que la adaptación principal sea la obtención de menores tamaños a temprana madurez optimizando la gran cantidad de alimento para la reproducción planteado en principio por Phleger y Soutar (1973). Así, por ejemplo, en ambientes disódicos del Golfo de Tehuantepec (México), los tamaños promedio de *B. seminuda* y *Hanzawaia nitidula* decrecieron de 0.56 mm y 0.59 mm a 0.45 mm y 0.38 mm, respectivamente, cuando los niveles de oxígeno decaían por debajo de 0.3 mL.L^{-1} (Pérez-Cruz y Machain-Castillo, 1990). Sin embargo, se comprobó que no se dan cambios significativos a nivel de biomasa entre la anoxia y la postoxia (Tabla 10). Respecto a esta afirmación, Khusid (1974) en una transecta a 8 °S, ya había reportado elevadas biomazas en zonas someras (30 y 50 m), donde las abundancias eran menores, aunque carecía de un análisis objetivo de la condición geoquímica de la zona (fuerte presencia de H_2S y sedimento fino negro).

A pesar de ello, se puede afirmar que la biomasa en una condición mixta es mucho mayor que en anoxia ($p < 1$). Esta variación puede ser atribuida al cambio de composición de especies entre los tres estados redox, patrón que no es observado a nivel individual (Tabla 10). En una condición redox mixta, se puede generar una mayor contribución en biomasa debido a la presencia de especies de las dos comunidades de estado redox contrarias (anoxia y postoxia) producto de la co-ocurrencia de distintos microhábitats en el sedimento.

El principal cambio en biomasa de foraminíferos bentónicos frente a Perú central ocurre en los taxa aglutinada, la misma que evidencia un menor aporte en gramos de carbono al incrementarse las condiciones reductoras en el sedimento (Fig. 24). Esta disminución puede ser observada a nivel de taxa, especie e individuo (Tabla

10). La escasa tolerancia a la deficiencia de oxígeno ya ha sido comprobada mediante estudios de campo (Levin *et al.*, 2002; Gooday *et al.*, 2000) y experimentos de laboratorio (Moodley *et al.*, 1998) aunque nunca bajo condiciones sulfurosas. Entonces, estas observaciones explican la razón por la cual los foraminíferos aglutinados contribuyen en gran proporción a la biomasa en zonas más profundas incluso mayores que en plataforma y talud continental (Khusid, 1974).

En la columna del sedimento (0 - 5 cm), la biomasa de *N. auris* pueda que esté representando el frente redox de nitratos en los dos primeros centímetros. En el caso de los aglutinados, la distribución vertical de su biomasa advierte un microhábitat más superficial.

6.5. Estimación comparativa con otros componentes del bentos y el rol en la remineralización de la materia orgánica

Gutiérrez *et al.* (2008) indicaron que los cambios de sucesión interanuales en los metazoarios bentónicos y en los tapices de *Thioploca*, modulados por episodios de oxigenación que se asocian a la variabilidad ENSO en los sedimentos de la plataforma interna frente a Callao, también se traducen en su biomasa. Asumiendo que el estado ecológico con dominancia de nemátodos en el primer centímetro puede alcanzar valores promedio de biomasa de $0.152 \pm 0.212 \text{ gC.m}^{-2}$ con rangos que pueden oscilar entre $0.005 - 0.546 \text{ gC.m}^{-2}$ bajo períodos sujetos a microxia en el agua de fondo y condiciones anóxicas en el sedimento, además de que el “dominio por *Thioploca*” obtiene una biomasa de $0.738 \pm 0.4 \text{ gC.m}^{-2}$ con un intervalo de $0.248 - 1.484 \text{ gC.m}^{-2}$ bajo una mayor frecuencia de episodios de oxigenación, pero con la prevalencia de

agua disóxicas, asociados a eventos El Niño moderados; la biomasa de foraminíferos bentónicos en términos de carbono orgánico puede llegar a duplicar la biomasa de nemátodos y más aún otros metazoarios bentónicos e incluso obtener valores cercanos de biomasa reportados para *Thioploca*. En este sentido, la biomasa de foraminíferos bentónicos durante un período de estudio post ENSO (2010) alcanzó valores cercanos a 1gC.m^{-2} en todas las estaciones de la plataforma continental con excepción de la estación más oceánica de 180 m ($<0.5\text{gC.m}^{-2}$). Para ese período, Pérez (2012) encontró valores de biomasa de $0.59 \pm 0.20\text{ gC.m}^{-2}$ y $0.20 \pm 0.05\text{ gC.m}^{-2}$ en la estación de 48 m (E1) y 94 m (E2), respectivamente; con un registro de $0.23 \pm 0.09\text{ gC.m}^{-2}$ en la estación más oceánica de 180 m (E5) para la meiofauna. En relación a la macrofauna registró valores de $0.54 \pm 0.30\text{ gC.m}^{-2}$ (E1) con un máximo de $0.92 \pm 0.74\text{ gC.m}^{-2}$ (E2) y un mínimo de $0.05 \pm 0.04\text{ gC.m}^{-2}$ (E5).

En relación a la estimación del destino del material orgánico depositado en los sedimentos marinos, se ha postulado que existe un gran aporte de las tasas de respiración en las comunidades bentónicas, incluyendo a los foraminíferos. Ello a partir de Moodley *et al.*, (2002) quienes utilizando incubaciones *sin situ* encontraron que una porción sustancial de ^{13}C podía ser respirado en CO_2 por las comunidades bentónicas en días.

En la bahía Sagami, Nomaki *et al.* (2005) encontraron que la macrofauna y la meiofauna metazoaria exhibían tasas de asimilación de carbono muy bajas ($1.5 \pm 0.4\text{ mg.m}^{-2}$ en primavera y $0.4 \pm 0.1\text{ mg.m}^{-2}$ en otoño) a comparación de los foraminíferos a pesar que tenían biomásas comparables. En otro estudio, Hannah *et al.* (1994) encontraron que al incrementarse el tamaño de la célula (μm^3), la tasa de respiración (μIO_2) por unidad de biomasa protozoaria decreció. Bradshaw (1961) ya había

reportado una correlación significativamente positiva entre la tasa de respiración y el tamaño del individuo para especies de *Ammonia tepida* de amplio espectro de tamaños. Sin embargo, Nomaki *et al.* (2007) no encontraron tal relación, a pesar de contar con grandes sets de datos. La posible explicación a esta diferencia podría atribuirse a un escaso rango de tamaños utilizado para el estudio. Estos autores estimaron que la comunidad de foraminíferos puede respirar $\sim 46 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, sugiriendo un importante componente para el balance del carbono en el fondo marino.

Geslin *et al.* (2011), por su parte, cuantificaron la relación entre la tasa de respiración y el biovolumen de foraminíferos bentónicos mediante una ecuación lineal para estimar la remineralización aeróbica de la materia orgánica (en términos de C) en ambientes de plataforma y talud superior. Aunque la pendiente fue muy similar en comparación a los otros grupos bentónicos estudiados, una tasa de respiración menor que otros grupos bentónicos fue propuesta, incluso si se estandariza a biovolumen. Esto puede reflejar una baja tasa metabólica, lo que puede explicar la pobre actividad física de estos organismos comparado con otros más móviles. En tal caso, entonces, puede esperarse un limitado aporte a la remineralización aeróbica del C y más bien potencian la hipótesis de un rol más activo en la remineralización anaeróbica del carbono, a través de la desnitrificación (Piña-Ochoa *et al.*, 2010a).

Considerando la gran capacidad de almacenar elevadas cantidades de nitrato debido a enormes especies como *Cancris inflatus* y *Cancris auriculus* (Glock *et al.*, 2012), abundantes en la 'biofacie de la ZMO' (Resig, 1990), se propone un rol similar para *N. auris* y otras especies, reconocida su capacidad desnitrificadora (Piña-Ochoa *et al.*, 2010a) para establecerse como importantes reservorios de nitrato sedimentario.

7. CONSLUSIONES

- Se presenta el primer registro de biomasa en foraminíferos bentónicos para los sedimentos de la plataforma continental y talud superior frente a Pisco. Los valores de biomasa obtenidos estuvieron dentro del rango reportado para el Pacífico Sur-oriental ($100 - 3000 \text{ mgC.m}^{-2}$), confirmando una importante contribución de estos organismos en los sedimentos de esta región.

En relación a la hipótesis planteada, se concluye que:

- La variación de la biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos en el sedimento superficial del margen continental superior frente a Perú central no está relacionada directamente con la concentración y con la calidad de materia orgánica. Asimismo, esta variación tampoco depende de las condiciones de óxido-reducción (anoxia y postoxia).
- La biomasa de la comunidad de foraminíferos bentónicos es mayor en un estado redox mixto que en un estado redox de anoxia ($p < 1$), hecho que es explicado principalmente por la diferente composición de especies en uno y otro ambiente sedimentario.
- La biomasa de los taxa aglutinada presentó una variación significativa entre los estados redox de postoxia y anoxia, llegando a estar reducida considerablemente en determinadas concentraciones extremas de sulfuro de hidrógeno (H_2S).

8. RECOMENDACIONES

- Se sugiere estudios más precisos a escala temporal que nos permitan afirmar que la biomasa en términos de carbono orgánico de foraminíferos bentónicos es superior comparado con otros metazoarios bajo determinadas condiciones geoquímicas del sistema bentónico.
- Para un posterior estudio sobre el rol de los foraminíferos bentónicos en el ciclo del nitrógeno, en ambientes sedimentarios como la ZMO frente a Perú, la adición de la biomasa de los individuos determinará mejores estimaciones del almacenamiento intracelular de nitrato (NO_3^-) disuelto.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Altenbach, A. 1985. Die Biomasse der benthischen Foraminiferen. Ph.D. Thesis, Kiel University, 167 pp.

Altenbach, A.V. 1987. The measurement of organic carbon in Foraminifera: *Journal of Foraminiferal Research*, 17 (2): 106–109.

Altenbach, A.V. 1992. Short term processes and patterns in the foraminiferal response to organic flux rates. En: G.J. van der Zwaan, F.J. Jorissen y W.J. Zachariasse (Eds.). *Approaches to Paleoproductivity Reconstructions*. Marine Micropaleontology, 19: 119–129.

Altenbach, A.V., U. Pflaumann, R. Schiebel, A. Thies, S. Timm y M. Trauth. 1999. Scaling percentages and distributional patterns of benthic foraminifera with flux rates of organic carbon. *Journal of Foraminiferal Research*, 29:173-185.

Altenbach, A.V. y U. Struck. 2001. On the coherence of organic carbon flux and benthic foraminiferal biomass: *Journal of Foraminiferal Research*, 31 (2): 79-85.

Alve, E. 2010. Benthic foraminiferal responses to absence of fresh phytodetritus: A two year experiment. *Marine Micropaleontology*, 76: 67-75.

Bakun, A. y S.J. Weeks. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold?. *Progress in Oceanography*, 79: 290-299.

Bellier J., F. Depeche y R. Mathieu. 1996. Foraminifères et environnements marins. Documents pédagogiques du laboratoire de micropaléontologie No. 2. Université de Pierre y Marie Curie, Paris, Francia.

Bernhard, J.M. 1986. Characteristic assemblages y morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene. *Journal of Foraminiferal Research*, 16: 207-215.

Bernhard, J.M. 1988. Postmortem vital staining in benthic foraminifera: Duration and importance in population and distributional studies. *Journal of Foraminiferal Research*, 18: 143-146.

Bernhard, J.M. 1992. Benthic foraminiferal distribution and biomass related to pore water oxygen: Central California Continental slope and rise. *Deep Sea Research* 39: 586-605.

Bernhard, J.M., B.K. Sen Gupta y P.F. Borne. 1997. Benthic foraminiferal proxy to estimate dysoxic bottom-water oxygen concentrations: Santa Barbara Basin, U.S. Pacific Continental Margin, *Journal of Foraminiferal Research*, 27: 301-310.

Bernhard, J.M. y B. Sen Gupta. 1999. Foraminifera of oxygen-depleted environments. En: B. Sen Gupta (Ed.) *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 200-216.

Bernhard, J.M., K.R. Buck, M.A. Farmer y S. Bowser. 2000. The Santa Barbara Basin is a symbiosis oasis. *Nature*, 403: 77 – 80.

Bernhard, J.M., B.K. Sen Gupta y J.G. Baguley. 2008. Benthic Foraminifera living in Gulf of Mexico bathyal and abyssal sediments: Community analysis and comparison to metazoan meiofaunal biomass. *Deep-Sea Research II* 55: 2617-2626.

Bradshaw, J.S. 1961. Laboratory experiments on the ecology of foraminifera. *Contribution from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research* 12: 87–106.

Brusca, R.C. y Brusca, G.J. 2003. *Invertebrates*. McGraw-Hill Interamericana, 2da. Ed. Capítulo 5. 165 – 167.

Caralp, M.H. 1989a. Abundance of *Bulimina exilis* and *Melonis barleeaanum*: Relationship to the quality of marine organic matter. *Geological Marine Letters*, 9: 37 - 43.

Caralp, M.H. 1989b. Size and morphology of the benthic foraminifer *Melonis barleeaanum*: relationships with marine organic matter. *J. Foraminiferal Res.* 19, 235–245.

Cardich, J., M. Morales, L. Quipúzcoa, A. Sifeddine y D. Gutiérrez. 2012. Benthic Foraminiferal Communities and Microhabitat Selection on the Continental Shelf Off Central Peru. En: A.V. Altenbach, J.M. Bernhard y J. Seckbach (Eds.). *Anoxia*, Dordrecht: Springer Netherlands, 21: 323–340.

Cardich, J. 2013. Foraminíferos bentónicos de la plataforma frente a Callao: variación espacial de la estructura comunitaria en relación a factores ambientales, disponibilidad de alimento y otros componentes del bentos. Tesis para optar el grado de biólogo con mención en Hidrobiología y Pesquería. Facultad de Ciencias Biológicas - UNMSM, Perú.

Cardich, J. 2012. Especies de foraminíferos bentónicos indicadoras del estado de óxido-reducción del sedimento superficial en el margen continental central del Perú. Tesis para optar el grado de magíster en Ciencias del Mar. Facultad de Ciencias y Filosofía - UCPH, Perú.

Chatelet, E.A., V. Bout-Roumazielles, A. Riboulleau, A. Trentesaux. 2009. Sediment (grain size and clay mineralogy) and organic matter quality control on living benthic foraminifera. *Rev. Micropaleontol.* 52: 75–84.

Chávez, F.P. y Messié, M. 2009. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Progress in Oceanography* 83: 80-96.

Contreras, L.A. 2010. Living deep-sea benthic foraminifera from the Cap de Creus Canyon (western Mediterranean): faunal-geochemical interactions. Utrecht University. Faculty of Geosciences Theses.

Corliss, B.H. y K.A. Silva. 1993. Rapid growth of deep-sea benthic foraminifera. *Geology*, 21: 991-994.

Cueva, E.B. 2013. Determinación de la comunidad procariota por hibridación fluorescente in situ en el sedimento marino de la plataforma continental frente al Callao. Tesis para optar el grado de biólogo microbiólogo parasitólogo. Facultad de Ciencias Biológicas - UNMSM, Perú.

DeLaca, T.E. 1986. Determination of benthic rhizopod biomass using ATP-analyses. *Journal of Foraminiferal Research*, 16 (4): 285–292.

Danovaro, R., M. Fabiano y M. Boyer. 1994. Seasonal changes of benthic bacteria in a seagrass (*Posidonia oceanica*) bed in relation to the origin composition and fate of the sediment organic matter. *Marine Biology*, 119: 489- 500.

Danovaro, R., Gambi C., Manini E., Fabiano M. 2000. Meiofauna response to a dynamic river plume front. *Mar. Biol.* 137: 359-370.

Danovaro, R., A. Dell'Anno y M. Fabiano. 2001. Bioavailability of organic matter in the sediments of the Porcupine Abyssal Plain, northeastern Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* (220): 25–32.

De Rijk, S., F.J. Jorissen, E.J. Rohling, S.R. Troelstra. 2000. Organic flux control on bathymetric zonation of Mediterranean benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 40: 151–166.

Dubois, M., K.A. Gilles, J.K. Hamilton, P.A. Rebers y F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, 28: 350-356.

Fabiano, M. y R. Danovaro. 1994. Composition of organic matter in sediments facing a river estuary (Tyrrhenian Sea): Relationship with bacteria and microphytobenthic biomass. *Hydrobiologia*, 277: 71–84.

Fabiano, M. y R. Danovaro. 1998. Enzymatic activity, bacterial distribution, and organic matter composition in sediments of the Ross Sea (Antarctica). *Appl. Environ. Microbial.* 64: 3838-3845.

Fabiano, M. y A. Pusceddu. 1998. Total and hydrolizable particulate organic matter (carbohydrates, proteins and lipids) at a coastal station in Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Polar. Biol.* 19: 125–132.

Fontanier, C., F. Jorissen, L. Licari, A. Alexandre, P. Anschutz y P. Carbonel. 2002. Live benthic foraminiferal faunas from bay Biscay: Faunal density, composition, and microhabitats. *Deep-Sea Research* 49: 751-785.

Fontanier, C., F.J. Jorissen, G. Chaillou, C. David, P. Anschutz y V. Lafon. 2003. Seasonal and interannual variability of benthic foraminiferal faunas at 550 m depth in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Res.* 50: 457–494.

Fossing, H. 1990. Sulfate reduction in shelf sediments in the upwelling region off Central Peru. *Cont. Shelf Res.*, 10: 355-367.

Geslin, E, N. Risgaard-Petersen, F. Lombard, E. Metzger, D. Langlet, F. Jorissen. 2011. Respiration rates of benthic foraminifera as measured with oxygen microsensors. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 396:108–114.

Gerlach, S.A., A.E. Hahn y M. Schrage. 1985. Size spectra of benthic biomass and metabolism. *Mar. Ecol. Prog.*, 26: 161-173.

Glock, N., J. Schönfeld, A. Eisenhauer, C. Hensen, J. Mallon, S. Sommer. 2012. The role of benthic foraminifera in the benthic nitrogen cycle of the Peruvian oxygen minimum zone. *Biogeosciences Discussions*, 9(12): 17775-17817.

Goldstein, S.T. 1999. Foraminifera: A Biological Overview. En: B.K. Sen Gupta (Ed.) *Modern Foraminifera*; Kluwer, Dordrecht, The Netherlands. 37-56.

Gooday, A.J. 1986b. Meiofaunal foraminiferans from the bathyal Porcupine Seabight (northeast Atlantic): size structure, standing stock, taxonomic composition, species diversity and vertical distribution in the sediment. *Deep-Sea Res.*, 33: 1345–1373.

Gooday, A.J. 2002. Biological responses to seasonally varying fluxes of organic matter to the ocean floor: a review. *Journal of Oceanography*, 58: 305-332.

Gooday, A.J. 2003. Benthic Foraminifera (Protista) as tools in deep-water palaeoceanography: Environmental influences on faunal characteristics. *Adv. Mar. Biol.*: 1-90.

Gooday, A.J., L.A. Levin, P. Linke y T. Heeger. 1992. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling. En: G. Rowe y V. Pariente (Eds.). *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Nato ASI series C (360) Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 63–92.

Gooday, A.J. y A.E. Rathburn. 1999. Temporal Variability in Living Deep-Sea Benthic Foraminifera: a Review. *Earth-Science Reviews*, 46: 187-212.

Gooday, A.J., J.M. Bernhard, L.A. Levin y S. Suhr. 2000. Foraminifera in the Arabian Sea oxygen minimum zone and other oxygen-deficient settings: taxonomic composition, diversity, and relation to metazoan faunas. *Deep-Sea Research Part II*, 47 (1–2): 25–54.

Gooday, A.J., L.A. Levin, A. Aranda da Silva, B.J. Bett, G.L. Cowie, D. Dissard, J.D. Gage, D.J. Hughes, R. Jeffreys, P.A. Lamont, K.E. Larkin, S.J. Murty, S. Schumacher, C. Whitcraft y C. Woulds. 2009. Faunal responses to oxygen gradients on the Pakistan margin: A comparison of foraminiferans, macrofauna and megafauna. *Deep-Sea Research II*, 56(6-7): 488-502.

Graco, M., J. Ledesma, G. Flores y M. Giron. 2007. Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencia de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Revista de Biología Peruana*, 14 (1): 117. 128.

Gutiérrez, D. 2000. Bioperturbación y macrofauna en fondos sublitorales de un área de surgencias frente a Chile Central (36° 30' S): Variación espacial y temporal en el período 1997-1999. Tesis doctoral. Concepción (CHI): Univ de Concepción.

Gutiérrez, D., L. Quipúzcoa y E. Enríquez. 2006a. Oxygen deficiency and benthic communities in the Peruvian upper continental margin. *Gayana (Concepc.) (Supplement)*: 29–36.

Gutiérrez, D., A. Sifeddine, J.L. Reyes, G. Vargas, F. Velazco, R. Salvatecci, V. Ferreira Bartrina, L. Ortlieb, D.B. Field, T.R. Baumgartner McBride, M. Boussafir, H. Boucher, J. Valdés, L. Marinovic, P. Soler y P. Tapia . 2006b. Anoxic sediments off Central Peru record interannual to multidecadal changes of climate and upwelling ecosystem during the last two centuries. *Advances in Geosciences*, 6: 119-125.

Gutiérrez, D., E. Enríquez; S. Purca, L. Quipúzcoa, R. Marquina y M. Graco. 2008. Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Progress in Oceanography* (79): 177-189.

Gutiérrez , D., A. Sifeddine , D.B. Field, L. Ortlieb, G. Vargas, F.P. Chávez, F. Velazco, V. Ferreira Bartrina, P. Tapia, F.R. Salvattecí Merino, H. Boucher, M.D.C. Morales, J. Valdés, J.L. Reyes, A. Campusano Valverde, M. Boussafir, M. Mandeng Yogo, M. García y T.R. Baumgartner McBride. 2009. Rapid reorganization in ocean biogeochemistry off Peru towards the end of the Little Ice Age. *Biogeosciences*, 6(5): 835-848.

Gutiérrez, D., L. Quipuzcoa, W. Yupanqui, R. Marquina, J. Cardich, A. Pérez, F. Velazco, J. Tam, A. Chaigneau. 2010. Interacción de la Zona de Mínima de Oxígeno con la sedimentación de carbono orgánico y procesos bentónicos. Informe Anual LBM-IMARPE.

Hannah, F., A. Rogerson, J. Laybourn-Parry. 1994. Respiration rates and biovolumes of common benthic foraminifera (protozoa). *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 74: 301 – 312.

Hansen, L. y T. Blackburn. 1992. Effect of algal bloom deposition on sediment respiration and fluxes. *Mar. Biol.*, 112:147-152.

Hallock, P., T.L. Cottey, L.B. Forward y J. Halas. 1986a. Population biology and sediment production of *Archaias angulatus* (Foraminiferida) in Largo Sound, Florida. *J. Foram Res.*, 16: 1-8.

Helly, J.J. y L.A. Levin. 2004. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Research Part I* (51): 1159-1168.

Herguera, J.C. y W.H. Berger. (1991): Paleoproductivity from benthic foraminifera abundance: glacial to postglacial change in the west-equatorial Pacific. *Geology*, 19(12): 1173-1176.

Høgslund, S., N.P. Revsbech, T. Cedhagen, L.P. Nielsen y V.A. Gallardo. 2008. Denitrification, nitrate turnover, and aerobic respiration by benthic foraminiferans in the oxygen minimum zone off Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 359: 85-91.

Hughes, J.A., A.J. Gooday y J.W. Murray. 2000. Distribution of live benthic Foraminifera at three oceanographically dissimilar sites in the northeast Atlantic: preliminary results. *Hydrobiologia*, 440: 227-238.

Jorissen, F.J., H.C. de Stigter y J.G. Widmark. 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Mar. Micropaleontol.* 26: 3-15.

Khusid, T.A. 1974. Distribution of benthic foraminifers off the west coast of South America. *Oceanology* 14: 900-904.

Koho, K.A. y E. Piña-Ochoa. 2011. Benthic Foraminifera: Inhabitants of Low-Oxygen Environments. En: A. Altenbach, J.M. Bernhard, J. Seckbach. (Eds.): *Anoxia. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, 21(4): 249-285.

Koho, K.A., R. Garcia, H.C. de Stigter, E. Epping, E. Koning, T.J. Kouwenhoven, G.J. van der Zwaan. 2008. Sedimentary labile organic carbon and pore water redox control on species distribution of benthic foraminifera: A case study from Lisbon-Setubal Canyon. *Progress in Oceanography*, 79: 55–82.

Koho, K.A., T.J. Kouwenhoven, H.C. De Stigter y G.J. van Der Zwaan. 2007. Benthic foraminifera in the Nazaré canyon, Portuguese continental margin: sedimentary environments and disturbance. *Marine Micropaleontology*, 66: 27-51.

Korsun, S. 2002. Allogromiids in foraminiferal assemblages on the Western Eurasian Arctic shelf. *Journal of Foraminiferal Research* 32: 400–413.

Korsun, S., M. Hald, N I. Panteleeva y G. Tarasov. 1998. Biomass of foraminifera in the St. Anna Trough, Russian Arctic continental margin. *Sarsia*, 83: 419-431.

Kurbjewit, F., G. Schmiedl, R. Schiebel, Ch. Hemleben, O. Pfannkuche, K. Wallmann y P. Schafer. 2000. Distribution, biomass and diversity of benthic foraminifera in relation to sediment geochemistry in the Arabian Sea. *Deep-Sea Research Part II*, 47 (14): 2913–2955.

Langezaal, A.M., F.J. Jorissen, B. Braun, G. Chaillou, C. Fontanier, P. Anschutz y van der Zwaan, G. J. 2006. The influence of seasonal processes on geochemical profiles and foraminiferal assemblages on the outer shelf of the Bay of Biscay, *Cont. Shelf Res.*, 26, 1730–1755.

Lalli, C.M., y T. Parsons. 2006. Biological oceanography and introduction. Second edition. The Open University. Elsevier Butterworth Heinemann 314 p.

Levin, L.A. 2003. Oxygen minimum zone benthos: Adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 41: 1-45.

Levin, L.A., R.J. Etter, M.A. Rex, A.J. Gooday, C.R. Smith, J. Pineda, C.T. Stuart, R.R. Hessler, D. Pawson. 2001. Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 132: 51–93.

Levin, L., D. Gutiérrez, A.E. Rathburn, C. Neira, J. Sellanes, P. Muñoz, V. Gallardo y M. Salamanca. 2002. Benthic processes on the Peru margin: a transect across the oxygen minimum zone during the 1997-98 El Niño. *Progress in Oceanography* 53: 1-27.

Lesen, A. 2005. Relationship between benthic foraminifera and food resources in South San Francisco Bay, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 297: 131–145.

Linke, P. 1992. Metabolic adaptations of deep-sea benthic foraminifera to seasonally varying food input. *Marine Ecology Progress Series*, 81: 51-63.

Loeblich, A.R. y H. Tappan. 1992. Present status of Foraminiferal Classification. En: Y. Takayanagi y T. Saito (eds.) *Studies in Benthic Foraminifera*. Tokai University Press, 93-102.

Lowry, O.H., N.J. Rosebrough, A.L. Farr y K.J. Randall. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol Chem.*, 193: 265- 275.

Lutze, G.F. 1979. Benthic foraminifera at Site 397: Fluctuations and ranges in the Quaternary. En: Von Rad U et al. (Eds.). *Initial Reports of the Ocean Drilling Program*. Vol. 47. US Government Printing Office, Washington DC, 419– 431.

Mackensen, A., D.K. Schmiedl, J. Harloff y M. Giese. 1995. Deep-sea foraminifera in the South Atlantic Ocean: Ecology and assemblage generation. *Mar. Micropaleontol.* 41: 342–358.

Mallon, J. 2012. Benthic foraminifera of the Peruvian and Ecuadorian Continental Margin. Dissertation. Geomar Helmholtz Centre for Ocean Research, Kiel.

Marques, V.T. 2012. Relações entre a biomassa dos foraminíferos bentônicos vivos e modelos de fluxo vertical de partículas orgânicas na região da Bacia de Campos - RJ. Disertación de Maestría, Instituto Oceanográfico, Universidad de São Paulo.

Mayer, L.M., L.L. Schick y F. Setchell. 1986. Measurement of protein in nearshore marine sediments. *Marine Ecology - Progress Series* (30): 159-165.

Mayer, L.M., L. Schick, T. Sawyer, C.J. Plante, P.A. Jumars, R.L. Self. 1995. Bioavailable amino acids in sediments: a biomimetic, kinetics-based approach. *Limnol. Oceanogr.* 40: 511–520.

Medernach, L. 2000. Relations entre la matière organique et la faune benthique dans le golfe du Lion. Thèse de Doctorat de l' Université de Paris 6.

Mojtahid, M., F. Jorissen, B. Lansard, C. Fontanier, 2010. Microhabitat selection of benthic foraminifera in sediment off the Rhône river mouth (NW Mediterranean). *Journal of Foraminiferal research* 40: 231–246.

Moodley, L., B.E.M. Schaub, G.J. van der Zwaan, P.M.J. Herman. 1998. Tolerance of benthic foraminifera (Protista: Sarcodina) to hydrogen sulphide. *Mar Ecol Progr Ser* (169): 77–86.

Moodley, L., J.J. Middelburg, H.T.S. Boschker, G.C.A. Duineveld, R. Pel, P.M.J. Herman, C.H.R. Heip. 2002. Bacteria and foraminifera: key players in a short-term deep-sea benthic response to phytodetritus. *Marine Ecology Progress Series* 236, 23–29.

Moodley, L., M. Steyaert, E. Epping, J.J. Middelburg, M. Vincx, P. van Avesaath, T. Moens, K. Soetaert. 2008. Biomass-specific respiration rates of benthic meiofauna: demonstrating a novel oxygen micro-respiration system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 357: 41–47.

Movellan, A., R. Schiebel, M.V., Zubkov, A. Smyth, H. Howa. 2012. Quantification of protein biomass of individual foraminifers using nano-spectrophotometry. *Biogeosciences Discuss*, 9: 6651-6681.

Murray, J.W. 1973. Distribution and ecology of living benthic foraminifera. Heinemann (ed.) London. 274 pp.

Murray, J.W. 1983. Population dynamics of benthic foraminifera: results from the Exe estuary, England. *Journal Foraminiferal Research*, 13: 1-12.

Murray, J.W. 1991. Ecology and palaeoecology of benthic foraminifera. Longman, Harlow, UK. 316-318.

Murray, J.W. 1992. Distribution and population dynamics of benthic foraminifera from the southern North Sea. *J. Foraminiferal Res.*, 22: 114 –128.

Murray, J.W. 2006: Ecology and Applications of Benthic Foraminifera. Cambridge University Press, Cambridge (UK). 426 pp.

Murray, J.W. y E. Alve. 2000. Major aspects of foraminiferal variability (standing crop and biomass) on a monthly scale in an intertidal zone. *Journal of Foraminiferal Research* 30 (3): 177-191.

Neira, C., J. Sellanes, L.A. Levin y W.E. Arntz. 2001a. Meiofaunal distributions on the Peru margin: relationship to oxygen and organic matter availability. *Deep–Sea Research Part I* (48): 2453-2472.

Nomaki, H., P. Heinz, T. Nakatsuka, M. Shimanaga, H. Kitazato. 2005. Species-specific ingestion of organic carbon by deep-sea benthic foraminifera and meiobenthos: in situ tracer experiments. *Limnology and Oceanography* 50, 134–146.

Nomaki, H., A. Yamaoka, Y. Shirayama, H. Kitazato. 2007. Deep-sea benthic foraminiferal respiration rates measured under laboratory conditions. *Journal of Foraminiferal Research*, 37: 281–286.

Pérez-Cruz, L. y M.L. Machain Castillo. 1990. Benthic foraminifera of the oxygen minimum zone, continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Foraminiferal Research* 20(4): 312-325.

Pérez, M.E., A.E. Rathburn, L.A. Levin, C. Neira y W.B. Deng. 2002. The ecology of benthic foraminifera of the Peru oxygen minimum zone. Dissertation, Denver Annual Meeting.

Pérez, A. 2012. Composición bioquímica y distribución de la materia orgánica sedimentaria y sus efectos sobre la estructura comunitaria de la meiofauna en la plataforma continental frente a Callao. Tesis para optar el grado de biólogo con mención en Hidrobiología y Pesquería. Facultad de Ciencias Biológicas - UNMSM, Perú.

Pérez, A. 2014. Influencia del régimen hídrico y de las condiciones geoquímicas sobre la comunidad y el flujo energético del meiobentos metazoario de los sedimentos intermareales y submareales de los manglares de tumbes. Tesis para optar el grado de magíster en Ciencias del Mar. Facultad de Ciencias y Filosofía - UCPH, Perú.

Phleger, F.B. y A. Soutar. 1973. Production of benthic foraminifers in three east Pacific oxygen minima. *Micropaleontology* 19 (1): 110-115.

Pina-Ochoa, E., S. Hogslund, E. Geslin, T. Cedhagen, N.P. Revsbech, L.P. Nielsen, M. Schweizerf, F. Jorissen, S. Rysgaard, N. Risgaard-Petersen. 2010a. Widespread occurrence of nitrate storage and denitrification among Foraminifera and Gromiida. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (107): 1148–1153.

Pusceddu, A., Sara, G., Armeni, M., Fabiano, M., Mazzola, A. 1999. Seasonal and spatial changes in the sediment organic matter of a semi-enclosed marine system (W-Mediterranean Sea). *Hydrobiologia*, 397: 59–70.

Rathburn, A.E. y B.H. Corliss. 1994. The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea. *Paleoceanography*, 9: 87-150.

Resig, J. 1990. Benthic foraminiferal stratigraphy and paleoenvironments off Perú, Leg 112. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 112: 14-15.

Risgaard-Petersen, N., A.M. Langezaal, S. Ingvarsdén, M.C. Schmid, M.S. Jetten, H.J. Op den Camp, J.W. Derksen, E. Pina-Ochoa, S.P. Eriksson, L.P. Nielsen, N.P. Revsbech, T. Cedhagen, G.J. van der Zwaan. (2006). Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer. *Nature*, 443: 93–96.

Rosenberg, R., W. Arntz, E. Chumán de Flores, L.A. Flores, G. Carbajal, I. Finger y J. Tarazona. 1983. Benthos biomass and oxygen deficiency in the Peruvian upwelling system. *J. Mar. Res.* 41: 263-279.

Sabbatini, A., Bonatto, S., Bianchelli, S., Pusceddu, A., Danovaro, R., y Negri, A. 2012. Foraminiferal assemblages and trophic state in coastal sediments of the Adriatic Sea. *J. Mar. Syst.*, 105–108.

Saidova, K.M. 1967. The biomass and quantitative distribution of live Foraminifera in the Kurile-Kamchatka trench area. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 174: 216–217.

Saidova, K.M. 1971. Distribution of foraminifera along the Pacific coast of South America. *Oceanology*, 11: 210–217.

Schumacher, S, F.J. Jorissen, D. Dissard, K.E. Larkin y A.J. Gooday. 2007. Live (Rose Bengal stained) and dead benthic foraminifera from the oxygen minimum zone of the continental margin (Arabian Sea). *Mar. Micropaleontol.* 62: 45–73.

Sellanes, J. 2002. Efectos de El Niño 1997-98 sobre los indicadores bioquímicos de la calidad de la materia orgánica sedimentaria y la meiofauna en un área de surgencia costera de Chile central. Tesis de doctorado en oceanografía, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 192 pp.

Sen Gupta, B.K. 1999. *Modern Foraminifera*. Dordrecht: Kluwer. 384 pp.

Sen Gupta, BK. y M.L. Machain-Castillo. 1993. Benthic foraminifera in oxygen poor habitats. *Marine Micropaleontology*, 20: 183-201.

Shepherd, A.S., A.E. Rathburn, M.E. Pérez. 2007. Living foraminiferal assemblages from the Southern California margin: A comparison of the >150, 63–150, and >63 μm fractions. *Mar. Micropaleontol.* 65: 54–77.

Sifeddine, A., D. Gutiérrez, L. Ortlieb, H. Boucher, F. Velazco, D.B. Field, G. Vargas, M. Boussafir, F.R. Salvatelli Merino, V. Ferreira Bartrina, M. García, J. Valdés, S. Caqueneau, M. Mandeng Yogo, F. Cetin, J. Solís, P. Soler y T.R. Baumgartner McBride. 2008. Laminated sediments from the central Peruvian continental slope: A 500 year record of

upwelling system productivity, terrestrial runoff and redox conditions. *Progress in Oceanography*, 79(2-4): 190-197.

Snider, L.J., B.R. Burnett, R.R. Hessler. 1984. The composition and distribution of meiofaunal and nanobiota in a central North Pacific deep-sea area. *Deep-Sea Research*, 31(10): 1225-1249.

Suhr, S.B., D.W. Pond, A.J. Gooday, C.R. Smith. 2003. Selective feeding by benthic Foraminifera on phytodetritus on the western Antarctic Peninsula shelf: evidence from fatty acid biomarker analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 262:153–162.

Suits, N.S. y M.A. Arthur. 2000. Bacterial production of anomalously high dissolved sulfate concentrations in Peru slope sediments: steady-state sulfur oxidation, or transient response to end of El Niño?. *Deep-Sea Res Part I*, 47: 1829–1853.

Turley, C.M., M. Bianchi, U. Christaki, P. Conan, J.R.W. Harris, S. Psarra. 2000. Relationship between primary producers and bacteria in an oligotrophic sea—the Mediterranean and biogeochemical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 193: 11–18.

Tapia, R., C.B. Lange, M. Marchant. 2008. Living (stained) calcareous benthic foraminifera from recent sediments off Concepcion, central-southern Chile (similar to 36 degrees S). *Revista Chilena De Historia Natural*, 81:403-416.

Thomsen, L. y A.V. Altenbach. 1993. Vertical and areal distribution of foraminiferal abundance and biomass in microhabitats around inhabited tubes of marine echiurids. *Marine Micropaleontology*, 20: 303-309.

Van der Zwaan, G.J., I.A. Duijnste, M. Den Dulk, S.R. Ernst, N.T. Jannink y T.J. Kouwenhoven. (1999). Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleocological concepts. *Earth Science Review*, 46: 213-236.

Verano, R. 1974. Foraminíferos del litoral del departamento de Lima. *Revista Peruana de Biología*, 1: 63-80.

Wefer, G. y Lutze, G.F. 1976. Benthic foraminifera biomass production in the western Baltic Sea, *Kieler Meeresforschungen, Sonderheft*, 3: 76–81.

Widbom, B. 1984. Determination of average individual meiofauna dry weights and ash-free dry weights in different sieve fractions of marine meiofauna. *Mar. Biol.*, 84(1):101-108.

Zuta, S. y O.G. Guillén. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. *Bol. Inst. Mar Perú*, 2: 157-324.

10. ANEXOS

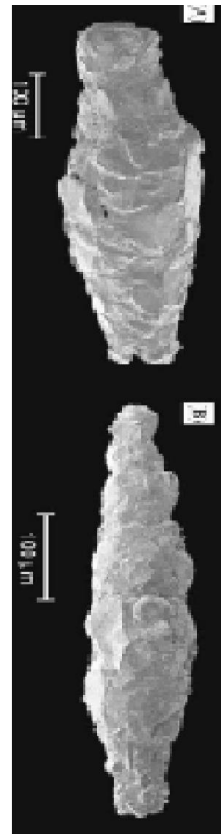
10.1. Algunas de las especies analizadas por Altenbach (1985) para la calibración del contenido de carbono orgánico en las testas de foraminíferos bentónicos en los sedimentos del margen continental del Noroeste de África (21 °S)

(a) *Globobulimina hoeglundi* (Uchio, 1960)

(b) *Reophax dentaliniformis*



(a)

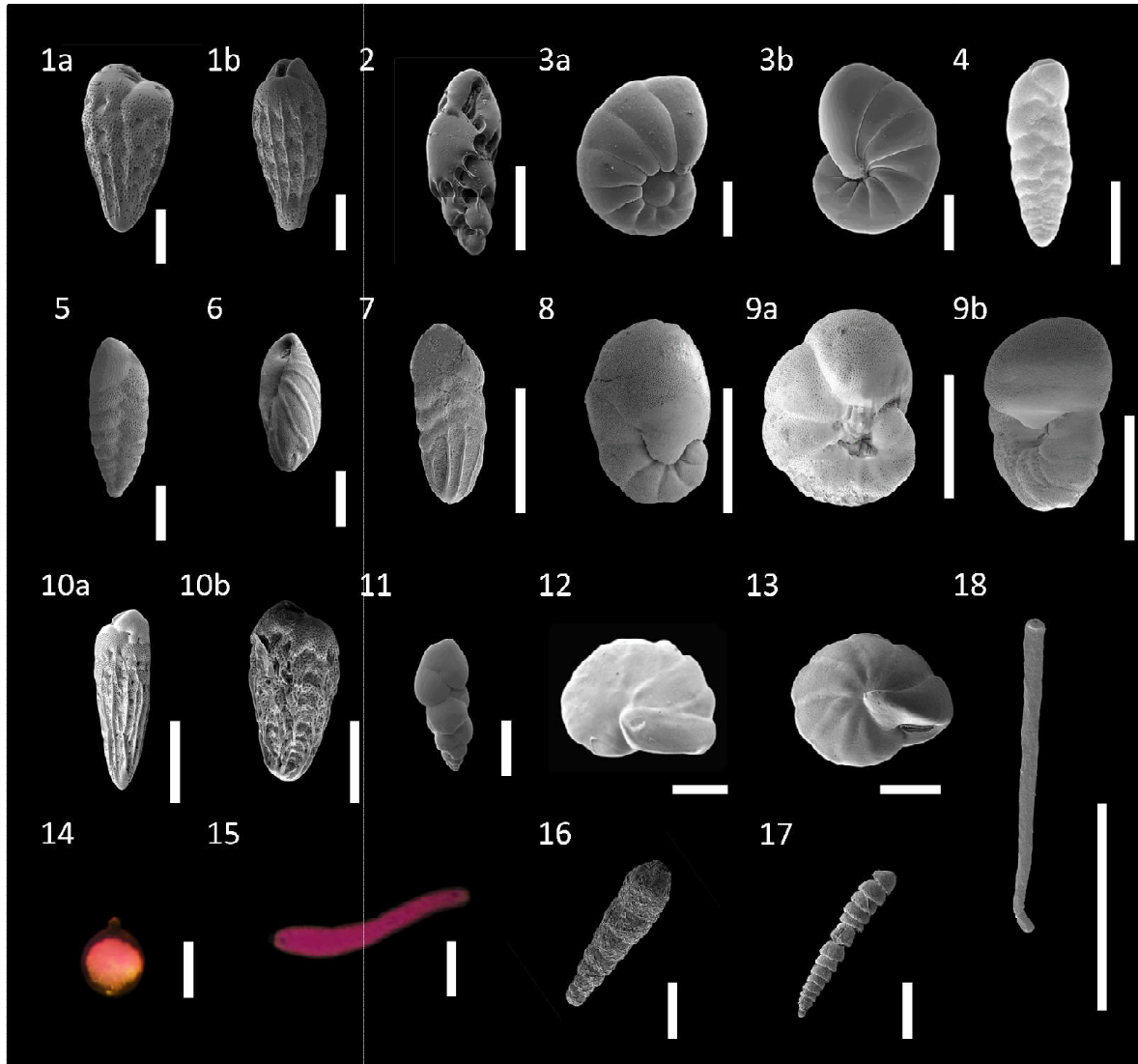


(b)

(a) Imagen referencial tomada de Lutze (1979)

(b) Imagen referencial tomada de Cornelius y Gooday (2004)

10.2. Fotografías al microscopio electrónico (LEE – FCB – UNMSM) de especies de foraminíferos bentónicos en los sedimentos del margen continental superior frente a Perú central



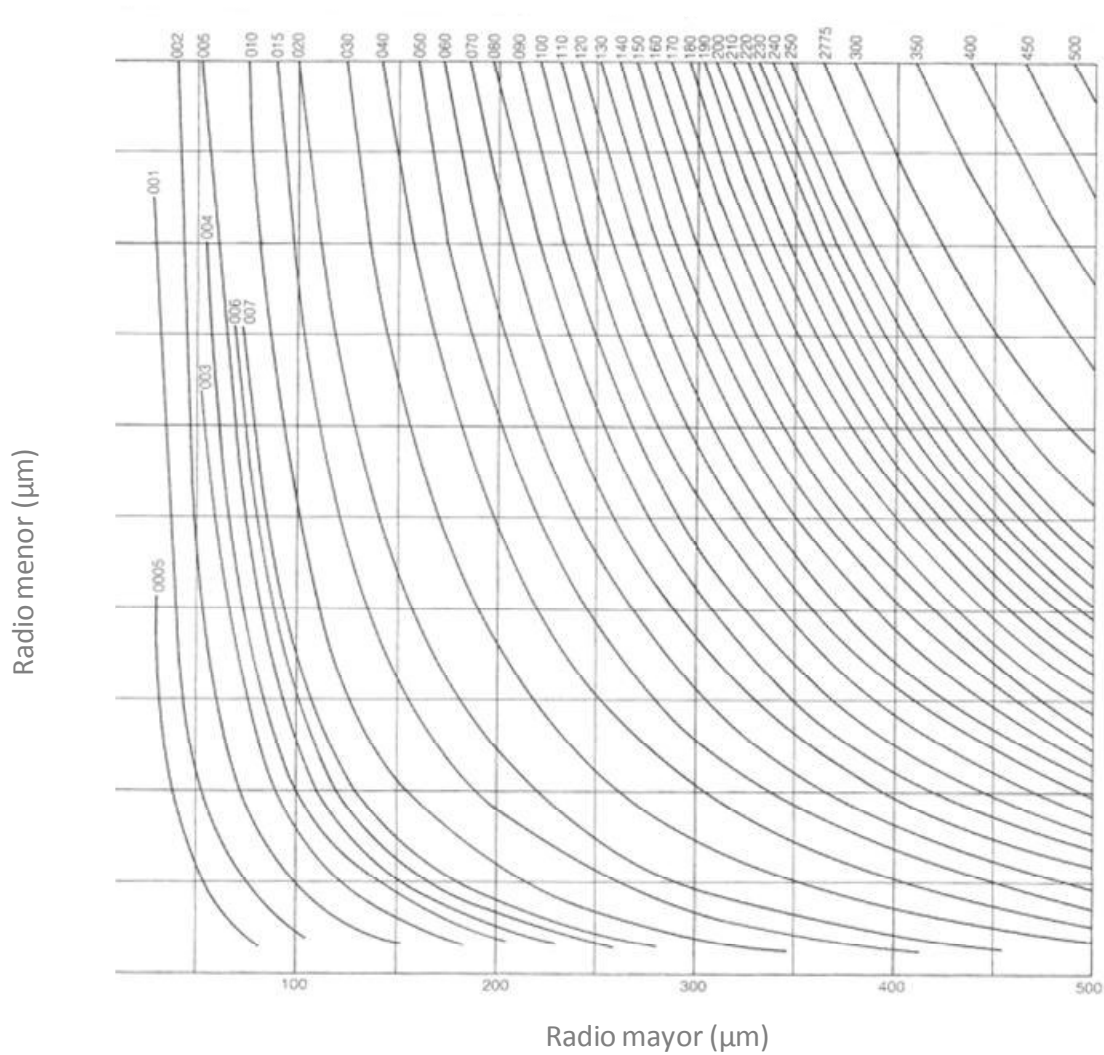
1. *Bolivina costata* d'Orbigny, 1839: a) (1063x), b) vista lateral (1000x); 2. *Virgulinella fragilis* Grindell y Collen, 1976 (500x); 3. *Nonionella auris* d'Orbigny, 1839: a) vista espiral (580x), b) vista umbilical (719x); 4. *Bolivina seminuda* Cushman, 1911 (500x); 5. *Bolivina pacifica* Cushman y McCulloch, 1942. (1071x); 6. *Buliminella elegantissima* d'Orbigny, 1839 (925x); 7. *Bolivina striatula* Cushman, 1922 (268x); 8. *Cancris auriculus* Fichtel y Moll, 1798: vista umbilical (300x); 9. *Cancris inflatus* d'Orbigny, 1839: a) vista umbilical (324x), b) vista ventral (226x); 10. *Bolivina plicata* a) forma megalosférica (460x), b) forma microsferica (500x); 11. *Buliminella subfusiformis* Cushman var. *tenuata* Cushman, 1927 (= *Buliminella tenuata*)

(719x); 12. *Cassidulina* sp. vista espiral (778x); 13. *Epistominella* sp. (= *Eilohedra vitrea* Parker 1956) vista umbilical (992x); 14. Allogromiidae 1, morfotipo esférico (400x); 15. Allogromiidae 5, morfotipo elongado (400x); 16. *Reophax* sp. vista lateral (680x); 17. *Leptohalysis* sp. vista lateral (953x); 18. *Bathysiphon* spp. Sars, 1872 (154x) (escala = 100 µm).

10.3. Lista de especies de foraminíferos bentónicos del margen continental frente a Perú central y las fórmulas para la estimación de la biomasa de acuerdo a Kurbjewet et al. (2000)

Taxa	Especies	en Altenbach (1985)	Fórmula
Calcárea	<i>Bolivina costata</i>	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Bolivina seminuda</i>	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Epistominella</i> sp.	<i>Hoeglundina elegans</i>	$1.125 \cdot 10^{-6} \cdot L^{2.29}$
	<i>Bolivina plicata</i>	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Bolivina pacifica</i>	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Bolivina suggrunda</i>	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Nonionella auris</i>	<i>Nonion asterizans</i>	$1.972 \cdot 10^{-3} \cdot L^{1.10}$
	<i>Buliminella tenuata</i>	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Buliminella elegantissima</i>	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Virgulinella fragilis</i>	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Nonionella stella</i>	<i>Nonion asterizans</i>	$1.972 \cdot 10^{-3} \cdot L^{1.10}$
	<i>Cassidulina laevigata</i>	<i>Cibicoides kullenbergi</i>	$3.086 \cdot 10^{-5} \cdot L^{1.91}$
	<i>Fursenkoina</i> (<i>Virgulina</i>) sp.	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
Aglutinada	<i>Stainforthia</i> sp.	<i>Globobulimina hoeglundi</i>	$3.606 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.49}$
	<i>Reophax</i> sp.	<i>Reophax dentaliniformis</i>	$3.092 \cdot 10^{-11} \cdot L^{3.52}$
	<i>Saccamminidae</i>	<i>Saccorhiza ramosa</i>	$8.172 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.02}$
	<i>Textularia</i> sp.	<i>Ammoscalaria pseudospiralis</i>	$2.450 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.60}$
	<i>Leptohalysis</i> sp.	<i>Reophax dentaliniformis</i>	$3.092 \cdot 10^{-11} \cdot L^{3.52}$
	<i>Bathysiphon</i> spp.	<i>Reophax dentaliniformis</i>	$3.092 \cdot 10^{-11} \cdot L^{3.52}$
	<i>Ammodiscus</i> sp.	<i>Melonis zaandamae</i>	$1.715 \cdot 10^{-9} \cdot L^{3.30}$
	? <i>Labrospira</i> sp.	<i>Nonion asterizans</i>	$1.972 \cdot 10^{-3} \cdot L^{1.10}$
	<i>Trochamminidae</i>	<i>Cribrostomides subglobosum</i>	$6.826 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2.35}$

10.4. Gráfica tamaño-volumen de esfera, esferoides oblatos y prolatos. Los contornos de volumen están en decimales de milímetro cúbico, por ejemplo: 002 = 0.002 mm³ (modificado de Murray, 1973)



10.5. Diagrama de caja (*Box plot*) de las especies más dominantes

